BOTANISCHES ARCHIV

ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE BOTANIK UND IHRE GRENZGEBIETE

BEGRÜNDET VON CARL MEZ

HERAUSGEGEBEN VON

DR. A. SEYBOLD
Professor der Botanik
an der Universität Heidelberg

DR. W. TROLL
Professor der Botanik
an der Universität Halle/Saale

BAND 42

MIT 197 FIGUREN IM TEXT UND 20 TAFELN

Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges.

Leipzig 1941

Inhalt des zweiundvierzigsten Bandes

Erstes Heft

Zweites Heft

Drittes Heft

Viertes Heft

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien)

Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich

Von Walter Leinfellner

(Mit 19 Textfiguren)

Inhaltsübersicht

Einleitung

Die Frage nach der Natur des unterständigen Fruchtknotens wurde schon sehr oft erörtert, trotzdem herrscht darüber im Schrifttum noch keinerlei Einigkeit Es werden auch heute noch immer drei verschiedene, einander widersprechende Deutungen des unterständigen Fruchtknotens vorgebracht. Nach der bei uns fast allgemein angenommenen Auffassung stellt dieser einen Achsenbecher dar, dessen Innenseite von den damit kongenital verwachsenen Fruchtblättern ausgekleidet wird. Diese Deutung geht im wesentlichen auf Čelakovský (1874) und Goebel (1884) zurück

Die beiden anderen Erklärungsversuche stellen das Ergebnis einer einseitigen Anwendung gewisser Untersuchungsmethoden bei der Klarlegung morphologischer Fragen dar, ein Vorgehen, das fast immer die Gefahr von Fehlschlüssen in sich birgt. So führt eine oberflächliche Auslegung der Entwicklungsgeschichte allein zu der

Annahme, daß der ganze unterständige Fruchtknoten ein Achsengebilde sei, und daß die eigentlichen Karpelle nur von den freien Griffel- und Narbenteilen dargestellt werden. Diese Ansicht, die zuerst von SCHLEIDEN ausgesprochen wurde, wird auch heute noch von manchen Botanikern, so von HAGERUP (1934) und THOMPSON (1934) vertreten.

Im Gegensatz dazu glauben die Vertreter der anatomischen Methode der Blütenuntersuchung, die bloß den Verlauf und die Anordnung der Gefäßbündel für ihre morphologischen Deutungen verwenden, nachweisen zu können, daß der unterständige Fruchtknoten nur aus einer Verwachsung der unteren Teile der äußeren Blütenorgane mit den Karpellen hervorgegangen ist. Diese Deutung, die überhaupt die älteste ist, wurde von VAN TIEGHEM (1871) neuerlich aufgegriffen und erfreut sich heute besonders in den angelsächsischen Ländern großer Beliebtheit (EAMES, ARBER, SAUNDERS, JOSHI u. a.).

Es soll nun im folgenden an Hand einiger besonders eindrucksvoller Beispiele neuerlich gezeigt werden, daß die Auslegung von ČELAKOVSKÝ und GOEBEL den Tatsachen am besten gerecht wird.

Um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, mögen hier die häufigsten Bezeichnungen, die in den Figuren immer wiederkehren, erklärt werden. Es bedeuten: B Blumenkronblatt, Dm Dorsalmedianus, Mittelnerv der Fruchtblätter, F Fruchtblatt, F_H Fruchtblatthohlung und F_R Fruchtblattrand, Gr Griffel, K Kelchblatt, L Lateralis, Seitennerv der Fruchtblätter und L+L verschmolzene Seitennerven zweier benachbarter Karpelle, N Narbe, P Plazenta, Q Querzone der Karpellspreite und Q+Q verwachsene Querzonen, Sa Samenanlage oder auch Same, Sp Spalten der Septalnektarien, St Staubblatt, Vm Ventralmedianus.

Diese Untersuchungen, von deren Ergebnissen ein Teil hier veröffentlicht wird, wurden am Botanischen Institut der Universität Halle begonnen und in Wien fortgesetzt. Die Anregungen dazu verdanke ich Herrn Prof. Dr. WILHELM TROLL. Der Aufenthalt in Halle wurde mir durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht, wofür ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

Entwicklung der *Cactaceen*-Blüte

In den verschiedenen zusammenfassenden Darstellungen über die Blütenmorphologie werden die Cactaceen stets als das klassische Beispiel für eine Teilnahme der Achse am Aufbau des unterständigen Fruchtknotens angeführt. In der Tat ist hier dessen Deutung im Sinne der anatomischen Methode als ein reines Blattgebilde völlig unmöglich. Die früheren Untersucher der Entwicklungsgeschichte dieser bemerkenswerten Blüten, wie PAYER (1857), GOEBEL (1884)

und Huber (1929), wandten ihre Aufmerksamkeit im allgemeinen nur der Anlegung der eigentlichen Blütenorgane zu und ließen die Gesamtgestalt der Blütenanlage, die uns erst den Einblick in die hier wichtigen Zusammenhänge gibt, außer acht. Es möge dies daher an Hand der Entwicklungsgeschichte der Blüten von *Selenicereus Macdonaldiae* und *Pereskia bahiensis* nachgeholt werden.



Fig. 1, I u. II. Entwicklung der Blüte von *Selenicereus Macdonaldiae*. S Sproßscheitel, A Areolenscheitel und D Dornen

Selenicereus Macdonaldiae zeigt, wie ich schon 1937 ausgeführt habe, die Eigenart der Cactaceen-Blüten besonders deutlich ausgeprägt und ist daher für eine solche Betrachtung gut geeignet. An der jungen Blütenanlage ist vor allem auffällig, daß sie verhältnismäßig lange Zeit wie ein gewöhnlicher Sproß wächst. An ihrem Scheitel werden fortlaufend Blätter ausgegliedert, in deren Achsel dann in der bekannten Weise die Areolen, die Dornpolster der Cactaceen, angelegt werden. In diesem

Alter (Fig. 1, I) unterscheidet sich die Anlage einer Blüte von der eines gewöhnlichen Sprosses nur durch die Größe der Blätter, die bei dem letzteren stark rückgebildet sind. Die Anlegung der inneren Blütenorgane setzt erst spät ein, nachdem schon ein ziemlich großer, kugeliger Stamm mit zahlreichen Blättern ausgebildet worden ist. Der Sproßscheitel beginnt nun am Rande stärker zu wachsen als in der Mitte, so daß eine kraterförmige Vertiefung entsteht (Fig. 1, II). HAGERUP (1934) bezeichnet diese Vertiefung schon jetzt als einen Achsenkrug. Dies ist unzulässig, denn die erste Einsenkung findet



Fig. 1, III. Blütenentwicklung von *Selenicereus Macdonaldiae* (Forts.)

im jugendlichen Gewebe des Scheitels statt, wo man noch nicht von Achsen- oder Blattgewebe sprechen kann. An den Flanken dieses Kessels entstehen wie bei allen epigynen Blüten die Fruchtblattanlagen, und hinter diesen in absteigender Folge die Anlagen der Staubblätter (Fig. 1, III). Die jungen Karpelle beschränken sich nicht nur auf jene frei hervortretende Höcker, sondern kleiden auch mit der Zeit den unteren Teil des Kessels aus, was aber bei den Cactaceen nicht so einwandfrei zu erkennen ist wie bei anderen,

noch zu behandelnden Blüten. Nach der Anlegung der Blütenteile vergrößert sich der Kessel noch weiter und wird zum Fruchtknoten. Gleichzeitig wächst auch die Achse unterhalb der oberen Blütenhüllblätter und der Staubblätter stark in die Länge, so daß eine lange Blütenröhre entsteht.

Eine hübsche Eigenart, die die Sproßnatur der äußeren Teile des Cactaceen-Fruchtknotens noch weiter unterstreicht, weisen jene von manchen Arten der Gattung *Pereskia* auf (Fig. 2). Bei diesen werden alle Seitenknospen in der Achsel der Hochblätter am Fruchtknoten ebenfalls zu Blüten, während sonst die Seitenknospen nur von den Dornpolstern dargestellt werden. Was hier die Regel ist, tritt ja auch gelegentlich und meist nur nach äußeren Eingriffen bei Opuntien ein. Durch diese Sprossungen entstehen reichverzweigte doldenartige Blütenstände. Noch in einer weiteren Hinsicht sind diese Blüten bemerkenswert. Die Fruchtblätter werden zunächst fast rein oberständig an der Spitze des stark gewölbten Scheitels angelegt. Erst im Laufe der weiteren Entwicklung umwächst sie seitlich das Achsengewebe, und es kommt so ein unterständiger Fruchtknoten zustande.

Vergleicht man nun die Entwicklung dieser Blüten, bei denen die Teilnahme der Achse am Aufbau des Fruchtknotens einwandfrei feststeht, mit jener anderer epigyner Blüten, so ergibt sich folgendes: Bei den letzteren wird sogleich mit der Ausbildung der eigentlichen Blütenhüllen begonnen, und die lange Übergangsreihe von den Hochblättern zu den Blütenhüllblättern fällt hier weg. Die Folge davon ist, daß in den Bereich des Streckungsabschnittes der Achse, durch dessen Tätigkeit der unterständige Fruchtknoten gebildet wird, und der bei allen epigynen Blüten die gleiche Lage in bezug auf die Karpelle einnimmt, nur das obere Ende des ersten Internodiums fällt, welches außen höchstens von dem herablaufenden Blattgrund der Kelchblätter berindet wird. Bei den Cactaceen dagegen ist der gleiche Abschnitt außen mit vielen dichtgedrängten Hochblättern besetzt, die somit alle auf den Fruchtknoten gelangen. Dieser Streckungsabschnitt umfaßt hier also mehrere Internodien, so weit man bei der schraubigen Anordnung dieser Blätter von Internodien sprechen kann, obwohl er in beiden Fällen, in absoluten Massen gemessen, ungefähr gleich groß ist.

Was bei den epigynen Blüten außerhalb der Cactaceen die Regel ist, zeigt sich auch schon innerhalb dieser Familie selbst bei manchen abgeleiteten Gattungen, wie bei *Rhipsalis, Mammillaria* u. a., wo die Außenseite des Fruchtknotens völlig glatt ist.

Es kann kein Zweifel bestehen, daß jene abweichenden Blüten von *Cydonia*, die CHODAT (1915) beschreibt, und deren Fruchtknoten

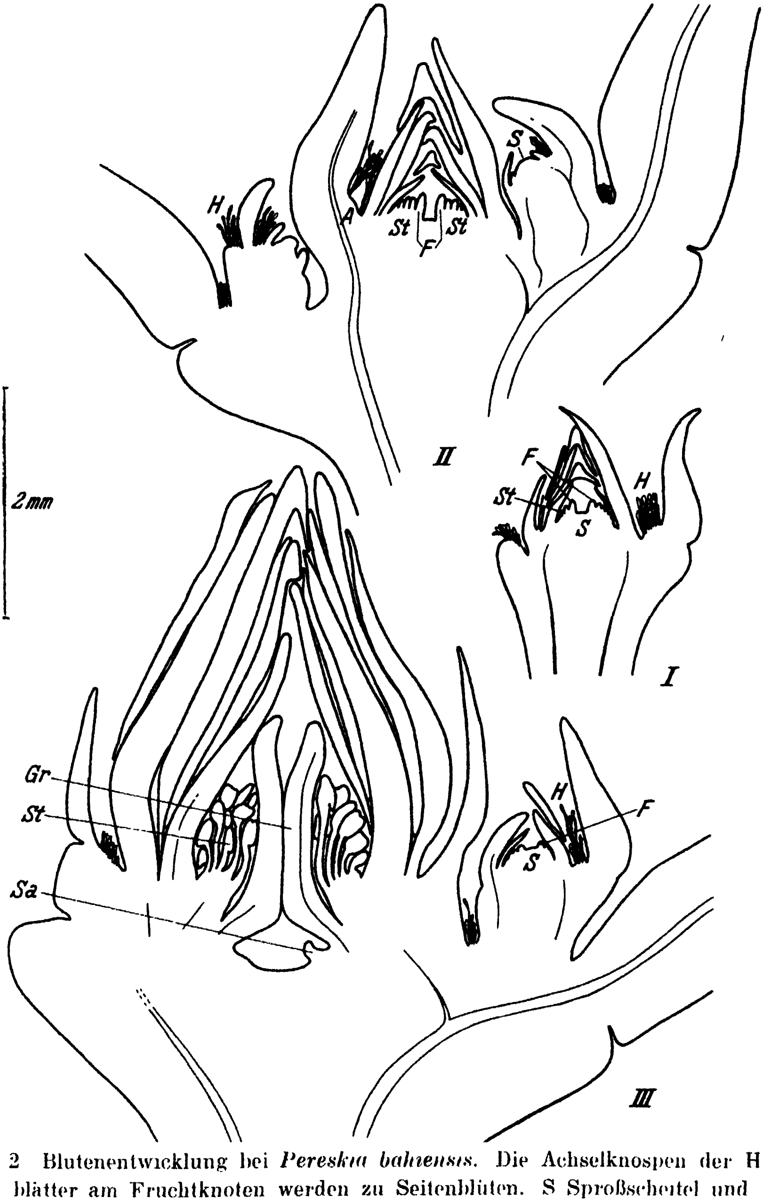


Fig. 2. Blütenentwicklung bei *Pereskia bahiensis*. Die Achselknospen der Hochblätter am Fruchtknoten werden zu Seitenblüten. S Sproßscheitel und H Areolenhaare

außen zahlreiche Blätter trägt, auf die gleiche Weise entstanden sind wie die Blüten der Cactaceen, mit welchen sie eine so ver-

blüffende Ähnlichkeit besitzen. Auch hier wird zunächst der Scheitel eine Reihe von Hochblättern angelegt haben, die dann auf den Fruchtknoten hinaufgehoben worden sind.

Blütenentwicklung bei *Eryngium planum*

Bei den übrigen epigynen Blüten ist die Teilnahme der Achse an der Bildung des Fruchtknotens nicht so handgreiflich wie bei den Cactaceen. Trotzdem läßt sich auch hier mit Hilfe einer genauen Untersuchung der Zellbildungsvorgänge bei der Blütenentwicklung der Nachweis dafür erbringen. Gleichzeitig wird auf diese Weise auch ein Bild über die Vorgänge bei der Anlegung der Blütenorgane, insbesondere der Karpelle, gewonnen.

Derartige Untersuchungen, wenn auch nur auf die Karpelle beschränkt, wurden schon von Vertretern der Hansteinschen Schule, von Haenlein (1875) und Barcianu (1875), durchgeführt. Diese stellten fest, daß die zellmäßige Anlegung der Fruchtblätter beim unterständigen Fruchtknoten wie beim oberständigen mit der Anlegung gewöhnlicher Laubblätter im wesentlichen übereinstimmt. Sie bekannten sich jedoch beide zu der Ansicht Schleidens und glaubten aus ihren Befunden deren Bestätigung herauslesen zu können. Demgegenüber wies aber Schafer (1890) nach, daß immer größere Teile des eingesenkten Scheitels in das Wachstum der Fruchtblatt-Anlagen einbezogen werden, und daß daher das ganze Innere des Achsenbechers von Fruchtblattgewebe ausgekleidet ist.

Eine sehr junge Blütenanlage von *Eryngium planum*, die eigentlich nur einen vergrößerten, halbkugeligen Sproßscheitel darstellt, weist auf einem Längsschnitte auch den gleichen Aufbau wie dieser auf (Fig. 3, I). Über einen Mittelkörper, das Korpus, dessen Zellen etwas unregelmäßig angeordnet sind, ziehen sich regelmäßige Zellschichten, die Tunikaschichten, die hier in der Zahl von zwei auftreten. Das regellose Zellnetz der Korpuszellen geht am unteren Ende der Blütenanlage in senkrecht verlaufende Zellzüge über. Beim weiteren Wachstum beginnen nun die mehr oberflächlich gelagerten Korpuszellen an den oberen Flanken der Anlage sich lebhaft zu teilen. Die Anlage wächst daher in ihrem oberen Teil stärker in die Breite, erhält die Gestalt eines Brotlaibes und schließlich die eines flachen, abgerundeten, verkehrten Kegelstumpfes (Fig. 3, II u. III). Die beiden Tunikaschichten halten nur mit Hilfe von antiklinalen Teilungen mit der Vergrößerung des Korpus Schritt. Nun setzt die

Ausgliederung der Blütenorgane ein, und zwar werden als erste gleichzeitig die Kelch- und Staubblätter angelegt. Die ersten

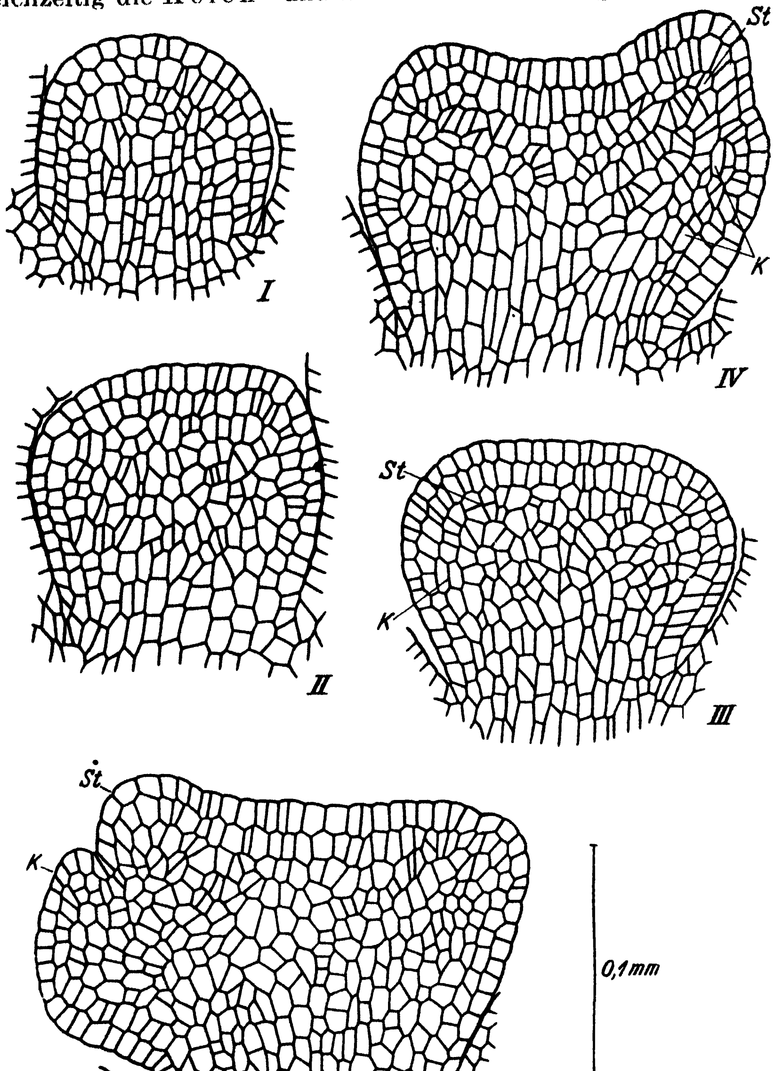


Fig 3 *Eryngium planum*. Entwicklung der Blütenanlage bis zum Zustande nach der Anlegung der Kelch- und Staubblätter

Andeutungen der Kelchblattanlagen zeigen sich ungefähr in halber Höhe der Blütenanlage. Sie verdanken ihre Entstehung zunächst nur örtlichen Wachstumsvorgängen in der obersten Korpusschicht. Einige dieser Zellen vergrößern und teilen sich dann periklinal.

Hierbei werden die beiden Tunikaschichten etwas aufgewölbt. so daß ein flacher, nach unten allmählich verlaufender Wulst an den Flanken der Blütenanlage entsteht (Fig. 3, III u. IV). Auch

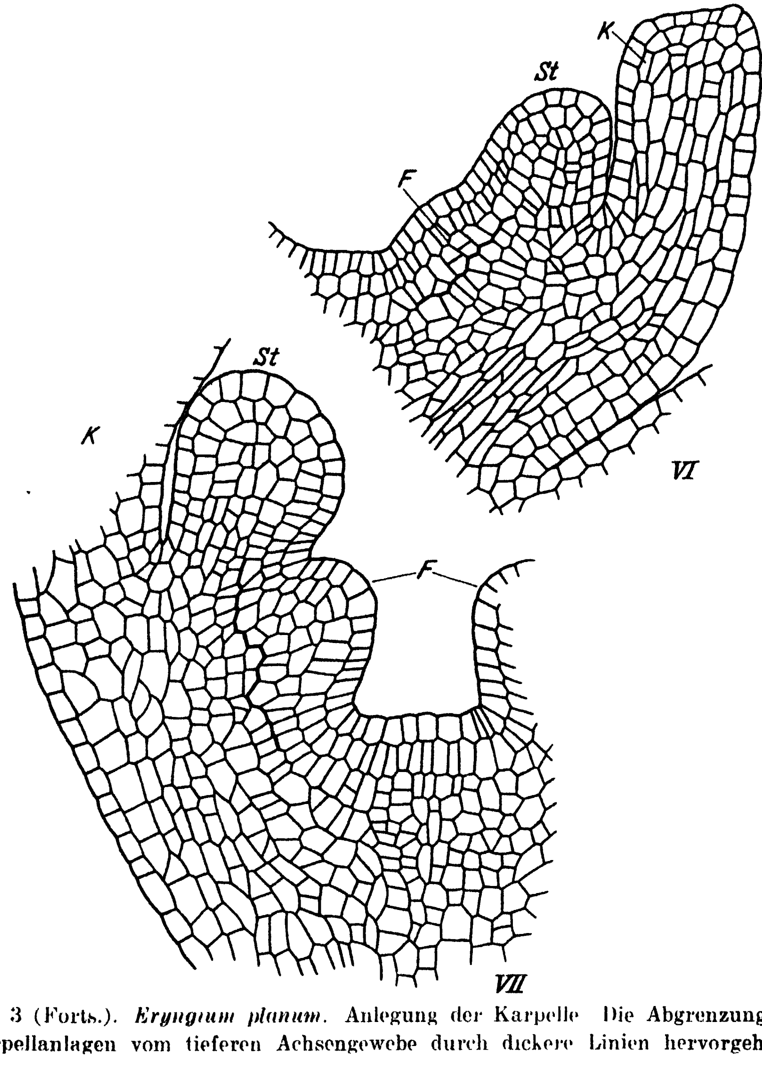


Fig. 3 (Forts.). *Eryngium planum*. Anlegung der Karpelle. Die Abgrenzung der Karpellanlagen vom tieferen Achsengewebe durch dickere Linien hervorgehoben

bei der Anlegung der Staubblätter, die an den oberen Rand der Blütenanlage zu stehen kommen, wirken zunächst nur die Korpuszellen mit.

Die tiefer liegenden Korpuszellen, die an der Ausbildung der Blütenorgane unbeteiligt sind, teilen sich in der gleichen Weise wie früher weiter, so daß die jungen Staubblätter immer mehr in die

Höhe gehoben werden. Die Endfläche der Blütenanlage, die ursprünglich gewölbt, dann verhältnismäßig eben war, wird nun in der Mitte leicht eingedellt (Fig. 3, IV u. V).

An der Spitze etwas älterer Anlagen der Kelchblätter (Fig. 3, V) treten dann auch in der unteren Tunikaschicht periklinale Teilungen auf. Deutlich ist bei dieser Abbildung die breite Ansatzfläche des jungen Kelchblattes an dem flachschüsseligen Blütenboden zu erkennen. Ein großer Teil der Flanken der Blütenanlage wird somit von den Kelchblättern berindet.

Wenn dann die Anlagen der Kelch- und Staubblätter schon zu einer gewissen Größe herangewachsen sind, wird mit der Ausgliederung der innersten Blütenteile, der Karpelle, begonnen (Fig. 3, VI). Die Karpellanlagen bedecken vorerst nur die Flanken der seichten Scheitelgrube, welche oben von den jungen Staubblättern begrenzt wird. Die Staubblätter lassen auch jetzt noch an ihrem Zellgefüge erkennen, daß sie der Hauptsache nach nur aus Tochterzellen des Korpus bestehen. Wie die anderen Blütenteile werden ebenso die Karpelle zunächst nur durch die Tätigkeit der obersten Korpusschicht vorgewölbt. Erst später vollziehen sich auch in jenen Zellen der zweiten Tunikaschicht, die an der Spitze der Anlage liegen, periklinale Teilungen in der gleichen Weise wie bei den Kelchblättern (Fig. 3, VII u. VIII). Jedoch trägt auch jetzt diese Schicht noch nichts Wesentliches zum Längenwachstum der Anlagen bei, sondern wird weiterhin von den sich lebhaft teilenden Korpuszellen in die Höhe gehoben. Erst das Zellbild eines Längsschnittes durch eine ältere Anlage, welches in Fig. 3, IX wiedergegeben ist, läßt die Möglichkeit offen, daß die dritte Zellschicht an der Fruchtblattspitze einen Abkömmling der sich so träge teilenden unteren Tunikaschicht darstellt.

Das Spitzenwachstum der Karpellanlagen wird also zunächst nur von den Zellen des Korpus durchgeführt, erst später beteiligen sich daran auch jene der zweiten Tunikalage. Diese Vorgänge stimmen im wesentlichen mit dem Spitzenwachstum der gewöhnlichen Laubblätter überein. Vor allem gleicht das Wachstum der Karpelle von *Eryngium planum* jenem, das ZIMMERMANN (1928) an Laubblättern von *Hypericum uralum*, LANGE (1927) an den Blättern verschiedener *Solanum*-Chimären und schließlich KRÜGER (1932) an Karpellen ebenfalls von *Solanum*-Chimären nachweisen konnten.

Wie aus verschiedenen derartigen Untersuchungen, die besonders von der Schule BUDERS angestellt werden, hervorgeht, gibt es

eine große Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Beteiligung der verschiedenen Schichten des Scheitels an dem Aufbau der Blätter. Eine ähnliche Mannigfaltigkeit, wenn auch vielleicht in geringerem Umfange, dürfte anscheinend ebenso bei den Karpellen vorhanden sein. Dafür sprechen die Ergebnisse von SPROTTE (1940) und älterer Untersucher (SCHAFER u. a.). Diese fanden bei ihren Objekten, daß die Anlegung der Fruchtblätter von der ersten subepidermalen Schicht ihren Ausgang nimmt.

Nun bleibt noch die Frage offen, wie weit die Fruchtblätter in die Fruchtknotenhöhlung hinabreichen, und wie es mit der Beteiligung der Achse am Aufbau des Fruchtknotens steht. Bei der jungen, ungegliederten Blütenanlage ist natürlich völlig unmöglich und auch unzulässig eine Unterscheidung zwischen Achsen- und Blattgewebe durchzuführen. Dies kann man erst, wenn die Ausgliederung der Blütenteile einsetzt. Nun lassen sich zumindest jene tieferen Korpusschichten, die an der Ausbildung der Blattanlagen nicht teilnehmen, ohne Zweifel als Achsengewebe bezeichnen. In diesen tieferen Teilen der Blütenanlage vollziehen sich aber gerade jene lebhaften, gerichteten Zellteilungen, die zur Bildung von Zellreihen führen, welche auf beiden Seiten schräg nach oben und außen verlaufen. Durch die Tätigkeit dieses Rippenmeristems (SCHÜEPP 1926) erlangt schließlich die Blütenanlage ihre becherförmige Gestalt. Es wird also auch hier wie bei den Cactaceen ein unzweifelhafter Achsenbecher gebildet, auf dem in verschiedener Weise die Blattanlagen sitzen.

Außen wird dieser Achsenbecher von den Kelchanlagen berindet, die gleich von Anfang an ziemlich weit an der Blütenanlage herablaufen. Auf diese Berindungserscheinung, die oft auch noch an fertigen Blüten deutlich zu erkennen ist, hat schon ČELAKOVSKÝ (1874) hingewiesen. Die Staubblätter und die später erscheinenden Kronblätter, die den oberen Rand des Bechers einnehmen und die durch dessen Wachstum immer weiter emporgehoben werden, bieten für diese Betrachtung nichts Wichtiges.

Entscheidend für die Deutung des unterständigen Fruchtknotens ist aber das Verhalten der Karpellanlagen. Diese sitzen genau so schräg auf den inneren Flanken des Achsenkruges wie außen die Kelchblätter. Die ausgehöhlte Blütenachse wird also außen und innen von Blattgewebe berindet. Der flache Boden der Scheitelgrube ist zunächst nicht in die Fruchtblattanlage einbezogen, und dort bleibt noch ein Rest von jugendlichem Gewebe erhalten. Bald zeigen sich aber auch an

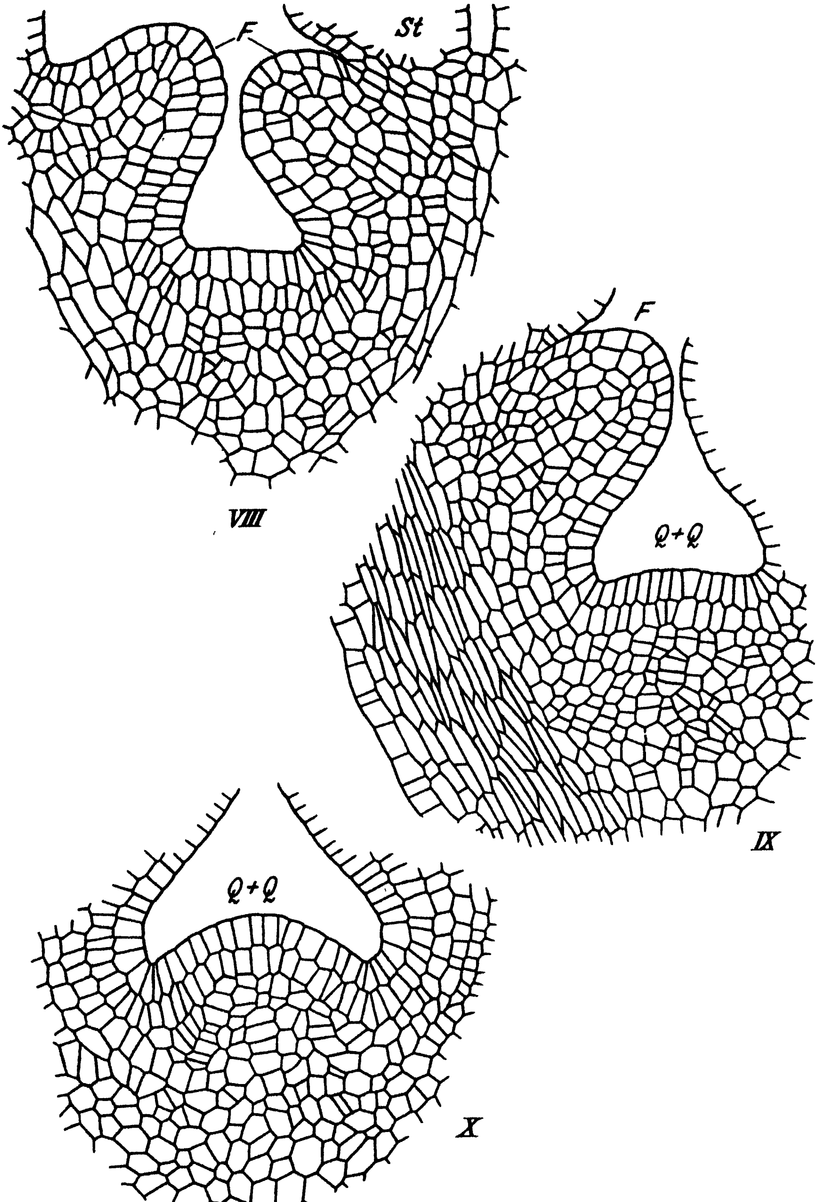


Fig. 3 (Forts.). *Eryngium planum*. Entstehung der kongenital verwachsenen Querzonen der beiden Fruchtblätter

dieser Stelle in der dritten Zellschicht, von der hier alle Organbildungen ihren Ausgang nehmen, lebhafte periklinale Teilungen (Fig. 3, VII u. VIII). Es wächst nun aus der Mitte der Frucht-

knotenhöhlung eine im Längsschnitt rundliche Kuppe empor (Fig. 3, IX u. X). Die gleichzeitig stattfindenden zahlreichen Teilungen in den tieferen Schichten, die ja dem Achsengewebe zugezählt werden müssen, bewirken nur eine allgemeine Vergrößerung des Blütenbodens. Die Entstehung dieses Wulstes legt die Vermutung nahe, daß er Blattnatur besitzt. Es handelt sich hier um einen Teil der beiden Karpelle und zwar um deren kongenital verwachsene Querzonen. Die Karpelle von *Eryngium planum* sind peltate Blattorgane. Die Richtigkeit dieser Deutung wird nicht nur durch die Entwicklungsgeschichte, sondern auch durch den Bündelverlauf bekräftigt, worauf später eingegangen werden soll.

Nun ist auch der letzte Rest des Scheitelgewebes aufgebraucht, und die gesamte Innenfläche der hohlen Blütenachse wird von den Karpellen ausgekleidet. Eine ungefähre Abgrenzung des Fruchtblattgewebes von jenem der Achse läßt sich aus der Lage der dritten Zellschicht gewinnen, falls derartiges überhaupt zulässig ist. Demnach sind die jungen Fruchtblätter an der Ansatzstelle des Griffels am dicksten und keilen nach unten allmählich aus, um dann am Grunde des Achsenbechers in den verwachsenen Querzonen wieder an Masse zu gewinnen.

Es finden also weitgehende Abkürzungen in der Entwicklung und Vereinfachungen im Aufbau der Fruchtblätter statt, welche Erscheinungen auch bei den übrigen Teilen einer Blüte oft festzustellen sind. Unwesentliche Abschnitte, wie Teile des Rückens der Karpelle, werden sozusagen von der Achse gebildet. Am Aufbau der wichtigsten Teile der Fruchtblätter, an der die Samenanlagen einschließenden Höhlung und an der Plazenta, wird aber im Vergleich zu oberständigen Fruchtknoten nichts geändert, diese werden von Geweben gebildet, die man den Fruchtblättern zuzählen muß.

Pitcairnia xanthocalyx

Die Fruchtblätter können trotz der teilweisen Vereinigung mit einem Achsenbecher weitgehend ihre Eigengestalt bewahren, wie recht eindrucksvoll das Gynoeceum der Bromeliaceen zeigt. Als Vertreter dieser Familie möge *Pitcairnia xanthocalyx* dienen. Die Gattung *Pitcairnia* besitzt halbunterständige Fruchtknoten, und es ist daher möglich, am selben Gynoeceum die freien Karpellteile mit jenen zu vergleichen, die mit der Blütenachse verbunden sind.

Die Blütenentwicklung (Fig. 4) verläuft in der gewöhnlichen Weise. Wenn die Karpellanlagen eine gewisse Größe er-

reicht haben, werden ihre herablaufenden Spreitenränder durch eine Querzone verbunden. Die Fruchtblätter geben sich somit als peltate Organe zu erkennen. In der Mitte sind sie nicht

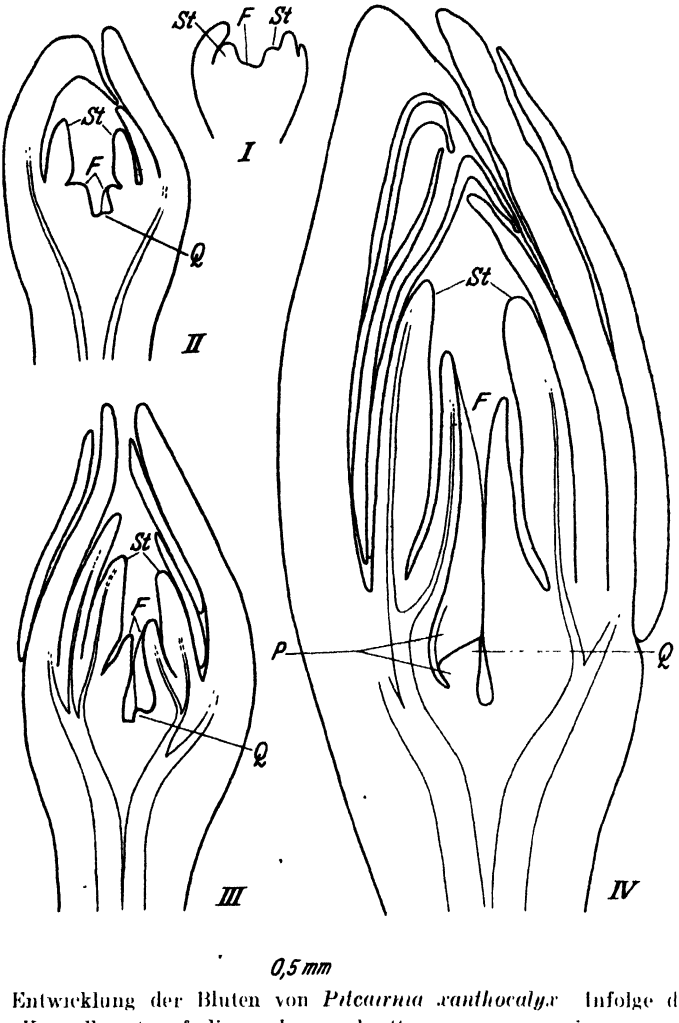


Fig 4 Entwicklung der Blüten von *Pitcairnia xanthocalyx* Infolge der Dreizahl der Karpelle ist auf diesen Längsschnitten immer nur eines genau in der Mitte getroffen. Die peltaten Fruchtblätter sind in der Mitte nicht miteinander verwachsen

miteinander verwachsen und gleichen in ihrer äußeren Gestalt sehr irgendwelchen freien peltaten Karpellen, wenn man davon absieht, daß hier ihr Rücken mit einem Achsenbecher verbunden ist. Die Gynoeceumsgestaltung der Bromeliaceen erinnert stark an jene der

Pomoideen (vgl. GOEBEL 1928—33, Bd. III, S. 1917), nur mit dem Unterschied, daß bei den letzteren die Karpelle anscheinend nicht peltat sind.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung vergrößert sich der durch die Querzone abgeschlossene sackartige Teil der Karpellspreite immer mehr. Auf der Oberseite der Fruchtblätter tritt nun in der Nähe des Blattrandes eine wulstartige Wucherung auf, die auch um die Querzone herumreicht (Fig. 4, IV). Es ist dies die junge Plazenta, die in ihrer Gesamtheit eine U-förmige Gestalt aufweist.

Nach TROLL (1932) lassen sich zwei Formen der marginalen Plazentation unterscheiden. Eine mediane, wenn die Samenanlage der Querzone des peltaten Fruchtblattes entspringt, und eine laterale, bei der nur die Seitenränder der Karpelle fruchtbar sind. Bei *Pitcairnia* und vereinzelt auch bei Formen, die freie Karpelle besitzen, so bei *Anemone* und *Clematis*, treten diese beiden Arten der randlichen Plazentation gemeinsam auf. In dieser Plazentationsart möchte ich nun die typologisch vollkommenste Ausbildung der randlichen Plazentation erblicken. Die beiden gewöhnlich verwirklichten Sonderfälle lassen sich zwanglos als Rückbildungserscheinungen deuten. Wird die Ausbildung der Querzone gehemmt, oder ist das Fruchtblatt überhaupt epeltat angelegt, so ist natürlich nur eine laterale Plazentation möglich. Wenn dagegen die Querzone gut ausgebildet ist, so zeigt sich gewöhnlich nur die mediane Plazentation.

Der Aufbau dieses Fruchtknotens zeigt eindeutig, wie wenig THOMPSON und HAGERUP mit ihrer Ansicht über den unterständigen Fruchtknoten den tatsächlichen Verhältnissen Rechnung tragen, wenn sie behaupten, dieser sei ein reines Achsengebilde. Dieser Fehlschluß tritt auch noch in einer anderen Hinsicht klar zu Tage, wenn man nämlich Querschnitte durch das Gynoeceum zur Untersuchung heranzieht.

Die drei Fruchtblätter der jungen Knospe in Fig. 5 stehen vor den äußeren Staubblättern und den Sepalen, wie dies bei fünfkreisigen Blüten die Regel ist. Sie weisen im oberständigen Abschnitt die auf Querschnitten übliche Hufeisenform auf und sind mit ihren eingeschlagenen Seitenteilen eng aneinander gepreßt, aber nicht kongenital verwachsen. Ihre obersten Teile, die sich später zu den Narben entwickeln, weichen etwas auseinander. Von den Gefäßbündeln der Karpelle ist erst der Mittelnerv ausgebildet, der wie die Bündel der übrigen Blütenorgane noch aus Prokambium besteht. Obwohl die drei Fruchtblätter nicht miteinander verwachsen

sind, bilden sie trotzdem eine Einheit, deren Festigkeit im Verlaufe der weiteren Entwicklung noch durch eine Art Verklebung der benachbarten Karpelloberflächen verstärkt wird. Wenn sich nun

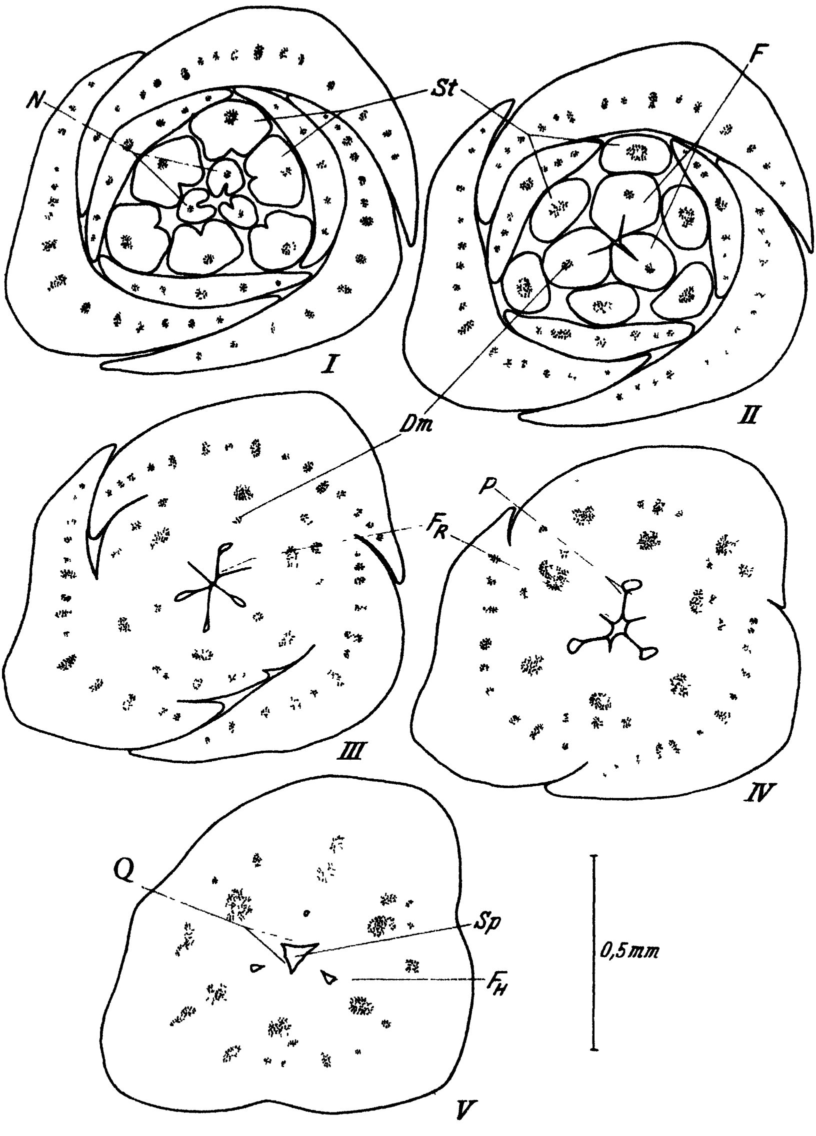


Fig. 5. Querschnitte durch eine junge Blütenknospe von *Pitcairnia xanthocalyx*. Schnitt I knapp unterhalb der Narbenregion, II oberhalb und III unterhalb jener Stelle, wo sich die Karpelle mit dem Achsenbecher vereinigen. IV in der Mitte des unterständigen Abschnittes des Fruchtknotens und V in Höhe der Querzone der Karpelle

die Fruchtblätter mit dem Achsenbecher vereinigen, so ändert sich an ihrer Gestalt im Wesen nichts (Fig. 5, III). Die Abgrenzung der Karpelle gegeneinander bleibt an der Stelle, wo sie sich tatsächlich berühren, zunächst im gleichen Ausmaße wie in ihrem oberständigen Abschnitt erhalten; die enge Verbindung der Fruchtblätter wird nur durch die Blütenachse bewerkstelligt. Es besitzt also der Fruchtknoten in diesem Abschnitt pseudocoenokarpen Bau (Troll 1931). Der Dorsalmedianus der Karpelle verschmilzt nun mit dem Bündel, welches vom darüberliegenden Staubblatt herabläuft bzw. aus dem Bündelsystem des Achsenbechers abzweigt, was ja auch auf den Längsschnitten

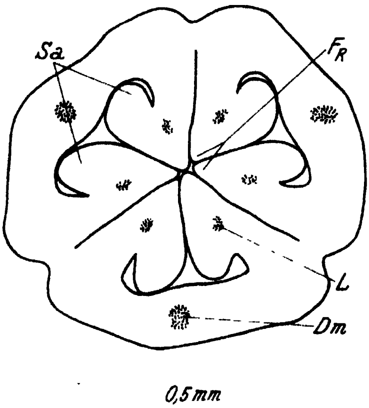


Fig. 6 Querschnitt durch einen jungen Fruchtknoten von *Aloe Eru*

deutlich zu erkennen ist (Fig. 4). Etwas tiefer im unterständigen Abschnitt des Fruchtknotens wird der Spalt, der sich zwischen den einzelnen Karpellen befindet, allmählich seichter (Fig. 5, IV). Dies legt die Annahme nahe, daß nun unter den Fruchtblättern selbst eine oberflächliche Verwachsung eintritt. Diese Deutung dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit zu Recht bestehen, wie die Fruchtknoten mancher Liliaceen, z. B. jene von *Gasteria* und *Aloe* (Fig. 6), zeigen. Hier sind die eingefalteten Fruchtblattspreiten nur an der Umbiegungsstelle etwas miteinander verwachsen, sonst aber völlig frei. Denkt man sich um ein solches Gynoeceum noch einen Achsenbecher, so erhält man ohne weiteres einen Fruchtknoten, wie ihn *Pitcairnia* besitzt. Bei dem letzteren ist auch deutlich zu erkennen, daß die Achsenhülle auf die Gestaltung des Gynoeceums selbst keinerlei Einfluß nimmt, denn das obere Ende des Achsenbechers und das der Verwachsung der Fruchtblätter fallen durchaus nicht zusammen.

In dieser Höhe des jungen Gynoeceums ist nun auch deutlich der Beginn der Anlegung der Plazenten zu erkennen: Auf der morphologischen Oberseite der Karpelle wachsen in der Nähe ihres Randes kleine Wülste vor. Diese Plazenten werden zunächst an den tieferen Teilen der Fruchtblätter angelegt, später aber auch an deren oberen freien Abschnitten.

Die Fruchtblattränder, die im oberständigen und auch zuerst im unterständigen Teil in der Mitte zusammenstoßen, weichen nun auseinander und lassen einen Hohlraum frei. In der Höhe der schlauchförmigen Zone der Karpelle vergrößert sich dieser noch und weist nun einen dreieckigen Querschnitt auf (Fig. 5, V). Aus diesem Hohlraum und den zwischen die Fruchtblätter hineinziehenden Spalten entsteht das Septalnektarium, dessen morphologischen Wert schon Grassmann (1884) und Schniewind-Thies (1897) klar erkannt haben. Es ist nicht anzunehmen, daß wegen dieses Septalnektariums keine vollkommene Verwachsung der Karpelle eingetreten ist, sondern diese an und für sich vorhandene morphologische Eigentümlichkeit findet hier nur eine besondere ökologische Auswertung. Im übrigen stellt die unvollkommene Verwachsung der eingefalteten Spreiten der Fruchtblätter eine weitverbreitete Erscheinung dar, die sich durchaus nicht nur auf jene Gynoeceen beschränkt, die ein Septalnektarium aufweisen.

An der Außenseite dieses Fruchtknotens ist sehr deutlich das Herablaufen der Sepalen zu erkennen. Auf Grund dieser Tatsache und des Gefäßbündelverlaufes würde man bei der Betrachtung der Blütenquerschnitte ohne weiteres zu der irrigen Annahme gelangen, der Fruchtknoten gehe nur aus einer Verwachsung der äußeren Blütenteile mit den Karpellen hervor.

Die unvollständige Verwachsung der Karpelle erlaubt auch hier eine Untersuchung des Breitenwachstum ihrer Spreiten im unterständigen Teil. Trotz der teilweisen Vereinigung dieser Karpellteile mit der Blütenachse vollzieht sich das Breitenwachstum genau so wie bei freien Karpellen und in weiterem Umfange wie bei Laubblättern. Die Klarlegung dieser Wachstumsart ist in jenen Fällen, wo mehrere Zellschichten an dem Aufbau des Blattes teilnehmen, nicht so leicht wie beim Spitzenwachstum. Die Gründe dafür gaben ja schon Zimmermann und Lange bei der Untersuchung des Wachstums der Laubblätter an. Einfacher gestalten sich dagegen die Verhältnisse, wenn nur die Epidermis und die darunter liegende Zellschicht an der Blattbildung beteiligt sind (vgl. Sprotte 1940). Dies ist aber hier nicht der Fall. Die jungen Karpellspreiten

werden zunächst durch die Tätigkeit tieferer Schichten, vor allem der dritten, aufgebaut (Fig. 7, I). Erst später (Fig. 7, III u. IV) greift das Randwachstum auch auf die Zellen der zweiten Schicht des Spreitenrandes über. Dadurch wandelt sich der zunächst breit gerundete Karpellrand zu einer ziemlich scharfen Kante um.

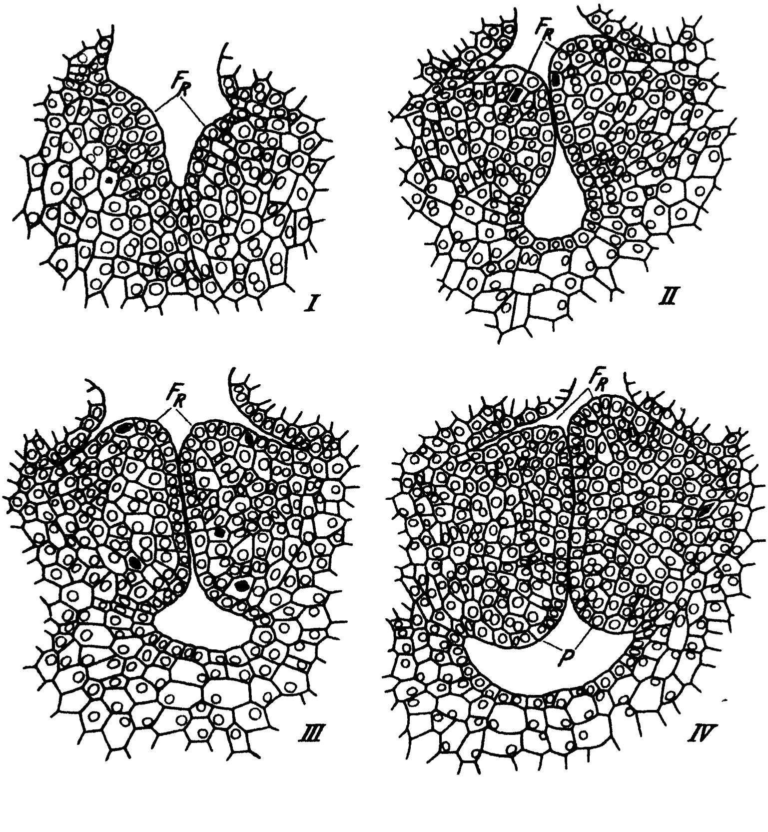


Fig 7 *Pitcairnia xanthocalyx*. Wachstum der Karpellspreiten im unterständigen Abschnitt

An diesen Querschnitten läßt sich auch die Anlegung der Plazenta eingehender verfolgen. In ziemlicher Entfernung vom eigentlichen Fruchtblattrand finden bei den subepidermalen Zellen der Oberseite lebhafte Teilungen statt, so daß sich allmählich ein Auswuchs der Karpellfläche ins Innere der Fruchtblatthöhlung vorschiebt.

Als Plazenten werden allgemein jene Stellen bezeichnet, an welchen die Samenanlagen angeheftet sind. Diese Abgrenzung des

Begriffes Plazenta führt öfters zu manchen Ungenauigkeiten. So bezeichnet man einerseits die verschieden gestalteten, Samenanlagen tragenden Auswüchse der Fruchtblätter als Plazenta. Andererseits, wenn solche von den Fruchtblättern morphologisch wohlabgegrenzte Gebilde nicht ausgebildet sind, versteht man darunter jene Teile der Fruchtblattoberfläche selbst, die die Samenanlagen tragen. Ganz abgesehen davon, werden manchmal auch die gesamten, ins Innere der Fruchtknotenhöhlung hineinragenden Teile der Karpelle zusammen mit den die Samenanlagen tragenden Wülsten unrichtig als Plazenten bezeichnet. Es wäre nun vielleicht aus Gründen der genaueren Bezeichnung vorteilhaft, den Begriff Plazenta enger zu fassen. Unter einer Plazenta in engerem Sinne möchte ich nur den von der übrigen Karpellfläche wohl zu unterscheidenden Träger der Samenanlagen verstehen. Ist dagegen die Anheftungsstelle der Samenanlagen nicht irgendwie besonders gestaltet, so kann man dann nur von einem plazentaren oder fruchtbaren Abschnitt der Karpellfläche sprechen. Der letztere Fall stellt natürlich das ursprünglichere Verhalten dar.

Die Samenanlagen oder an ihrer Stelle die Plazenta stehen nicht unmittelbar auf dem Fruchtblattrande selbst, sondern sind immer etwas auf Oberseite der Karpelle verschoben. Diese schon von Čelakovský angeführte Tatsache wurde neuerdings von Sprotte (1940) bestätigt. Die Beweise, die Juhnke und Winkler (1938) gegen diese Ansicht ins Treffen führen, sind nicht stichhaltig. Die wiedergegebenen Querschnitte von *Nigella Garidella* (S. 300) sind für eine solche Entscheidung schon viel zu alt. Dafur aber zeichnen sie bei *Trollius europaeus* (S. 294) die Samenanlagen in deutlich submarginaler Stellung ein. Bei *Pitcairnia* ist ebenfalls einwandfrei zu erkennen, daß der Fruchtblattrand nicht in die Ansatzstelle der Plazenta einbezogen ist. Es besteht somit, wie Sprotte ausführt, kein grundsätzlicher Unterschied zwischen der sogenannten marginalen und der laminaren Plazentation. Der Versuch von Juhnke und Winkler, die laminare Placentation durch eine angenommene Verwachsung einer randlichen Plazenta in unserem Sinne mit der Karpelloberfläche zu erklären, ist ganz überflüssig.

Es schält sich also aus der ganzen Mannigfaltigkeit der verschiedenen Plazentationsarten als Grundform bei einem monomeren Fruchtknoten eine submarginale, in der Aufsicht U-förmige Plazenta oder ein Plazentarstreifen her-

aus, wovon sich dann alle anderen tatsächlich verwirklichten Möglichkeiten ableiten lassen. Dies gilt auch mit einigen Abänderungen für die Karpelle eines verwachsenblättrigen Gynoeceums.

Die Peltation der Karpelle spiegelt sich auch in der Anordnung ihrer Bündel wieder. Bevor aber darauf eingegangen werden kann, ist eine kurze Erörterung der Verwendungsmöglichkeit der Gefäßbündel für morphologische Beweisführungen am Platze. Die Zulässigkeit einer solchen Verwendung findet bekanntlich eine sehr verschiedene Beurteilung, die zwischen völliger Ablehnung (Goebel) und kritikloser Zustimmung (Anhänger der anatomischen Methode) schwankt. Das Richtige liegt wie bei manchen solcher Streitfragen ungefähr in der Mitte. Die Tatsachen des Bündelverlaufes können in vielen Fällen mit Vorteil zur Klarlegung morphologischer Fragen herangezogen werden (vgl. Eckardt 1937). Obwohl das Auftreten der Bündel überwiegend von den physiologischen Bedürfnisse der einzelnen Organe bedingt ist, müssen sie sich dennoch in den allgemeinen Bauplan einfügen und erhalten somit einen gewissen morphologischen Wert. Manche ihrer Eigenarten, wie z. B. Inversionen, die mit dem unifazialen Bau der Blätter zusammenhängen, sind nur aus der Morphologie heraus zu verstehen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungsart dürfen aber nie allein, sondern nur in Verbindung und in Übereinstimmung mit jenen anderer Methoden eine morphologische Auswertung erfahren.

So ist es auf keinen Fall zulässig, bloß mit Hilfe des Bündelverlaufes zu entscheiden, ob ein bestimmter Teil innerhalb einer Blüte Blatt- oder Achseneigenschaften besitzt. Dieser besondere Fall ist für die Deutung des unterständigen Fruchtknotens von größter Wichtigkeit. Der Grundfehler liegt darin, daß die Anhänger der Bündelmethode als Folge ihrer Überschätzung des morphologischen Wertes der Bündel die wahre Insertion eines Organes an jene Stelle verlegen, wo dessen Hauptleitbündel von den übrigen Achsenbündeln abzweigt. In der vergleichenden Morphologie wird aber im Gegensatz dazu immer nur die äußere Insertion, die Ansatzstelle eines Organes am Blütenboden, als die richtige angesehen. Dies wird auch durch die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte eindeutig unterstrichen. Da nun die Bündel einer epigynen Blüte, die die einzelnen Blütenteile versorgen, sich schon unterhalb der Fruchtknotenhöhlung von jenen des Blütenstieles ablösen, schließen die Anhänger der anatomischen Methode folgerichtig, daß die darüber befindliche Wandung des Fruchtknotens nur das Ergebnis einer

Verwachsung von Blatteilen sein kann. Diese unrichtige Auffassung über die Insertion führt auch sonst zu einer Reihe von unhaltbaren blütenmorphologischen Auslegungen, wie Eggers (1935) aufzeigt. Die innere Insertion liegt im allgemeinen tiefer als die äußere. Dies trifft auch für Laubsprosse zu, wo sich die Blattspurstränge öfters erst nach einigen Internodien mit dem Bündelzylinder vereinigen, ohne daß aber angenommen werden kann, die Blätter reichen so tief hinunter.

Wie Troll (1932) zeigt, steht die Peltation in ursächlichem Zusammenhang mit dem unifazialen Bau des Blattstieles. Für einen unifazialen Blattstiel ist die Anordnung der Gefäßbündel in einem geschlossenen Ring kennzeichnend. Beim Übergang vom bifazialen Blattgrund in den unifazialen Stiel verschmelzen die beiden äußersten Stränge des ursprünglich offenen Leitbündelringes. Der auf diese Weise gebildete Ventralmedianus liegt dem Dorsalmedianus genau gegenüber. Gemäß der Entstehung dieses Bündelringes sehen die Holzteile aller Bündel gegen die Mitte des Blattstieles. Diese auffällige Anordnung läßt sich auch noch im schlauchartigen Teil der Blattspreite nachweisen. Es ist daher zu erwarten, daß der aus der Entwicklungsgeschichte erschlossene peltate Bau der Karpelle von *Pitcairnia* auch in der Anordnung der Bündel zum Ausdruck kommt.

Einen Querschnitt durch eine ältere Knospe, der knapp oberhalb des oberen Endes des schlauchförmigen Teiles der Karpellspreite geführt ist, zeigt Fig. 8, I. Die eingeschlagenen Spreitenteile sind nun durch das Randwachstum in der Mitte miteinander in Berührung getreten. Dadurch wurde die mittlere Verbindung der Septalspalten unterbrochen, die etwas breiter geworden sind und einen unregelmäßig gewundenen Verlauf besitzen. Die Plazenten sind zu ziemlich mächtigen Wülsten herangewachsen und füllen die Fruchtblatthöhlung fast ganz aus. An ihrer gegen den Rücken der Karpelle gekehrten Oberfläche gliedern sie jetzt zahlreiche Samenanlagen aus.

In den eingefalteten Teilen der Fruchtblattspreiten, in den Septen, sind eine größere Anzahl von kleinen Gefäßbündeln zu erkennen, die gemäß ihrer Lage nur Seitennerven der Fruchtblätter darstellen können. Nach Eames (1931) besitzen die Karpelle gewöhnlich nur drei Bündel, eine größere oder geringere Zahl stellt etwas Abgeleitetes dar. Es kann keinen Zweifel geben, daß die Vermehrung der Seitennerven in den Karpellen der Bromeliaceen aufs engste mit dem Vorhandensein von Septalnektarien und der dadurch

erforderlichen vermehrten Zuleitung von Wasser und Assimilaten zusammenhängt. Sie fehlen auch im oberständigen Abschnitt des Fruchtknotens, an dessem unteren Ende die Nektarspalten ins Freie

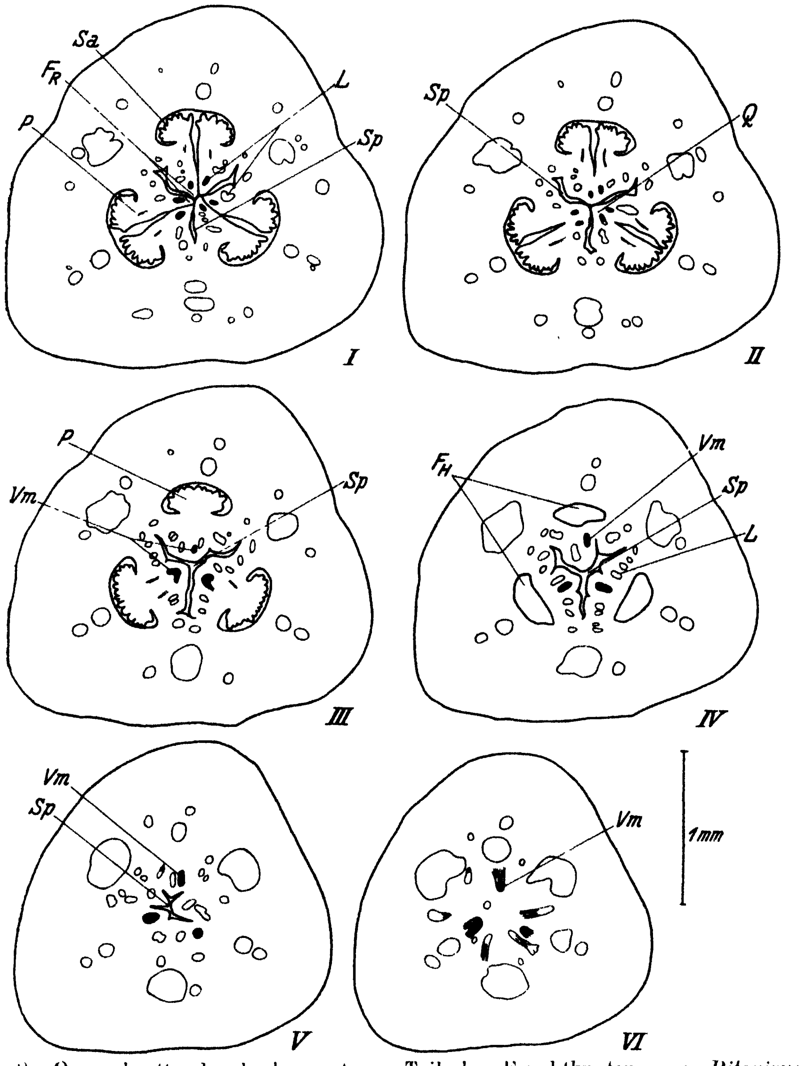


Fig. 8 Querschnitte durch den unteren Teil des Fruchtknotens von *Pitcairnia xanthocalyx*. Schnittfolge oberhalb des oberen Endes der Querzonen beginnend Die äußersten Seitennerven und die Ventralmediani der Karpelle sind voll gezeichnet

münden. Dort sind nur noch die beiden äußersten Seitenstränge vorhanden, die die Samenanlagen versorgen. Das Bündel in der Mitte des Karpellrückens ist aus einer Verschmelzung des Dorsal-

medianus mit dem Strange des darüberliegenden Staubblattes hervorgegangen. Das zweite äußere Bündel entspricht der Spur des Mittelnerves der Septalen, während die beiden großen über den Septalspalten von den Petalen und den Staubblättern des inneren Kreises kommen.

Im schlauchförmigen Abschnitt der Karpellspreiten vereinigen sich nun die beiden äußersten Seitenstränge zu einem Ventralmedianus. Dieser Vorgang am oberen Ende des Schlauchteiles gleicht völlig jenem am unteren Ende des unifazialen Stieles (Fig. 8, II u. III). Der peltate Bau dieser Karpelle wird also auch durch die Anordnung der Bündel bekräftigt. Diese Verschmelzung hinkt der tatsächlichen Vereinigung der Karpellränder etwas nach, was auch sonst bei den Bündelverschmelzungen verwachsener Organe, so z. B. bei sympetalen Korollen, zu beobachten ist. Im ganzen unteren Teil der Karpelle sind nun die Leitbündel in dieser Weise angeordnet. Am unteren Ende des Fruchtknotens sind die Karpellhöhlungen leer, da sich die Plazenten, dem Rande der Fruchtblätter folgend, nur in derem oberem Teil befinden. Die ventralen Karpellwände weichen nun etwas auseinander und sparen ein einheitliches dreiarmiges Spaltensystem aus (Fig. 8, IV). Dieses wird später durch örtliche Auswüchse, die eine Vergrößerung der Drüsenoberfläche herbeiführen, in ein unübersichtliches Spaltengewirr zerteilt. Dadurch verliert sich auch fast zur Gänze die Ähnlichkeit der äußeren Gestalt dieser Karpelle mit jener von unverwachsenen, die in der Jugend so weitgehend vorhanden ist.

Die Ventralmediani lassen sich auch noch unterhalb der Karpellhöhlungen nachweisen (Fig. 8, V). In diesem Teil des Fruchtknotens bis zum Ende des mittleren Nektarspaltes sind vielleicht die stark rückgebildeten Stiele der Karpelle enthalten. Nachdem auch der Mittelspalt verschwunden ist, gabeln sich die Ventralmediani bei der allgemeinen Umlagerung der Bündel am Übergang in den Blütenstiel wieder in zwei einzelne Stränge (Fig. 8, VI). Es stimmt also in allen wesentlichen Zügen der Gefäßbündelverlauf dieser Karpelle mit jenem peltater Laubblätter überein. Aus der Tatsache, daß sich die Ventralmediani ein Stück in den Blütenboden hineinverfolgen lassen, kann aber nicht die Folgerung gezogen werden, daß die Karpelle vielleicht so tief reichen, sondern es liegt hier wieder nur ein Fall des Nichtübereinstimmens der inneren und äußeren Insertion vor.

Phloëm und Xylem sind erst in den Bündeln erwachsener Blüten deutlich zu erkennen, die aber wegen einer in diesem Alter eintretenden Krümmung des Fruchtknotens für die Herstellung solcher Querschnittsfolgen ungeeignet sind. Das Phloëm der Ventralmediani sieht, wie nicht anders zu erwarten, gegen die Mitte der Blüte oder in Bezug auf das einzelne Karpell gegen dessen Außenseite. Dies zeigen auch die Querschnitte durch die Blüten von *Bilbergia laevis*, die VAN TIEGHEM in seinem Tafelwerk (Pl. IV, 131—144) wiedergibt. Ebenso führt SCHNIEWIND-THIES diese Inversionen bei verschiedenen anderen Formen als etwas Besonderes an.

Es geht somit sowohl aus der Entwicklungsgeschichte als auch aus dem Bündelverlauf mit aller wünschenswerten Deutlichkeit hervor, daß die Karpelle von *Pitcairnia xanthocalyx* peltat sind, und daß daher die gesamte Höhlung des unterständigen Fruchtknotens von Karpellgewebe ausgekleidet wird.

Saxifraga Aizoon.

Die geringe Verwachsung der Karpelle, die bei den Bromeliaceen anzutreffen ist und die die Eigenform der Fruchtblätter so

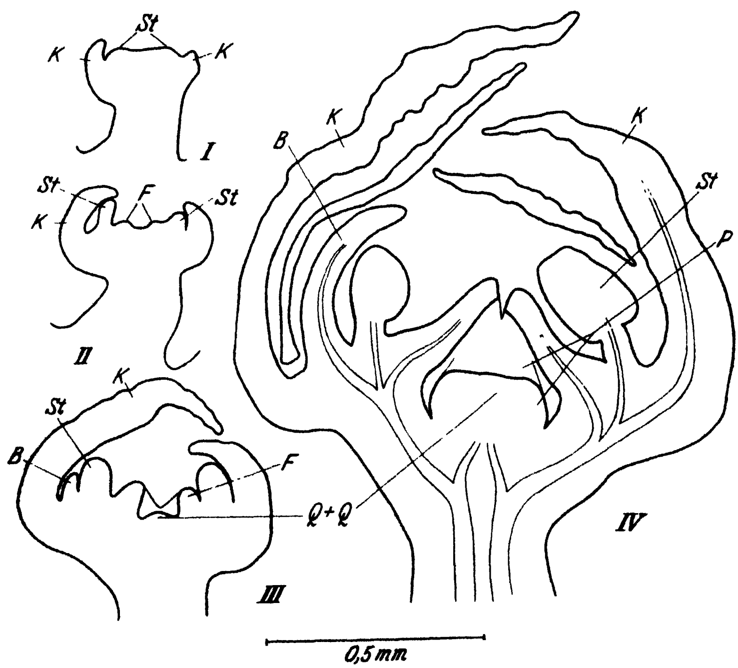


Fig. 9. Entwicklung der Blüte bei *Saxifraga Aizoon*. Die Querzonen (Q+Q) der beiden peltaten Fruchtblätter sind völlig miteinander verwachsen

wenig verändert, stellt eine zwar recht bemerkenswerte, aber doch nicht allzuoft verwirklichte Ausnahme dar. Für gewöhnlich sind die Karpelle genau so wie beim oberständigen Gynoeceum weitgehend miteinander verwachsen. Obwohl sie nun mit ihrer Selbständigkeit auch die ihnen zukommende äußere Gestalt verlieren, bleibt trotzdem der Bauplan der einzelnen Fruchtblätter weitgehend gewahrt, wie das Gynoeceum von *Saxifraga Aizoon* zeigt.

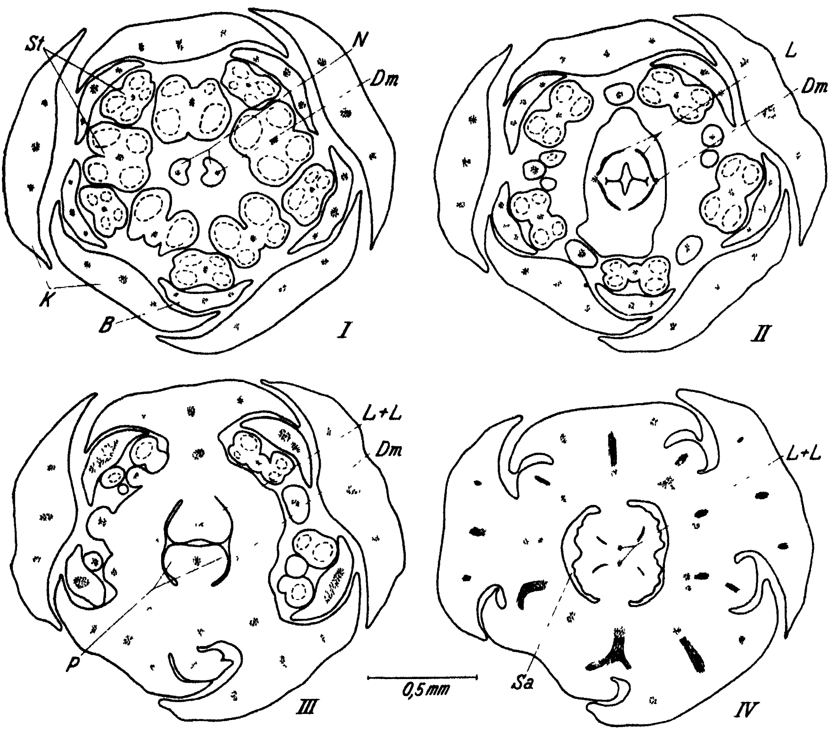


Fig. 10 Querschnitte durch eine junge Blütenknospe von *Saxifraga Aizoon*

In Fig. 9 ist die Entwicklung der Blüte wiedergegeben. Auffällig ist bei der Entstehung des Gynoeceums vor allem jener Wulst (Fig. 9, III u. IV, Q + Q), der zwischen den beiden Karpellspitzen in die Höhe wächst. Das gleiche fand sich ja auch bei *Eryngium planum*. Wenn nun gleichalterige Entwicklungszustände von *Pitcairnia* zum Vergleiche damit herangezogen werden, so erkennt man ohne weiteres, daß dieser fragliche Wulst durch eine kongenitale Verwachsung der Querzonen der beiden Fruchtblätter entstanden ist und nicht etwa einer emporwachsenden Achsenspitze entspricht.

Querschnitte durch eine junge Knospe zeigen, daß die Fruchtblätter nur im späteren Narbenabschnitt (Fig. 10, I) unverwachsen sind. Sie vereinigen sich dann zu einem Griffel, bevor sie noch außen von der Blütenachse umschlossen werden (Fig. 10, II). Auf die Art und Weise dieser Verwachsung ist besonders aufmerksam zu machen: Sie schreitet nämlich von außen nach innen vor, die Fruchtblattränder bleiben zunächst unverwachsen. Es weist also dieser Griffelabschnitt grundsätzlich den gleichen Bau auf wie der Fruchtknoten der Bromeliaceen und verschiedener anderer Monocotyledonen, nur die Größen- und Fertilitätsverhältnisse sind andere. Im obersten Teil des Fruchtknotens von *Saxifraga* ist die Verschmelzung der eingefalteten Karpellspreiten schon völlig durchgeführt, so daß zwei einspringende Scheidewände, die in der Mitte zusammenstoßen, die Höhlung des Fruchtknotens unvollkommen in zwei Fächer teilen. Die Enden dieser Scheidewände schwellen seitlich an und bilden links und rechts je einen Plazentawulst aus; die Stirnflächen der Scheidewände werden in die Plazentabildung nicht einbezogen (Fig. 10, III). Weiter unten im Fruchtknoten verschmelzen dann die beiden Wände (Fig. 10, IV). Schon jetzt legt der Vergleich mit dem Gynoeceum von *Pitcairnia* die Annahme nahe, daß in diesem Abschnitt die verwachsenen, schlauchförmigen Teile der Karpellspreiten enthalten sind. Auf Längsschnitten erscheint diese einheitliche Scheidewand als Wulst in der Mitte des Gynoeceums. Die je einem Fruchtblatt angehörenden Plazentaäste laufen nun gleichfalls zusammen, so daß auch hier jedes Karpell eine U-förmige Plazenta besitzt, nur ist deren mittlerer Teil viel mächtiger als bei den Bromeliaceen entwickelt. Die Außenseite des Fruchtknotens wird ebenfalls von den herablaufenden Kelchblättern berindet.

Der Verdacht, daß die Fruchtblätter von *Saxifraga Aizoon* peltat sind, wird durch die Untersuchung des Bündelverlaufes eindeutig bestätigt. Der Stiel einer jungen Frucht — denn erst bei dieser läßt sich in den Bündeln Phloëm und Xylem gut unterscheiden — besitzt einen geschlossenen Bündelzylinder; das Xylem ist in einzelne Gruppen zerlegt und wird von einem einheitlichen Phloëmmantel umgeben. Unterhalb der Fruchtknotenfächer werden dann acht Stränge für die verschiedenen Blütenteile nach außen abgegeben. Der in der Mitte verbleibende Rest des Leitgewebes fügt sich zu zwei weiteren Bündeln zusammen, die in die Scheidewand hineinziehen (Fig. 11, I). Diese liegen jenen Bündeln in der äuße-

ren Fruchtknotenwand gegenüber, die den Dorsalmedianus der beiden Karpelle enthalten. Zunächst bleibt das Leitgewebe der Scheidewandbündel noch so angeordnet wie im Stiel, jedoch tritt bald eine Umlagerung ein: Das Xylem schiebt sich in Gruppen durch das Phloëm hindurch, so daß es schließlich nach außen zu liegen kommt (Fig. 11, I u. II). Die beiden Bündel geben sich damit als Ventralmediani zu erkennen.

Es hat natürlich nicht viel zu sagen, daß hier die Ventral-

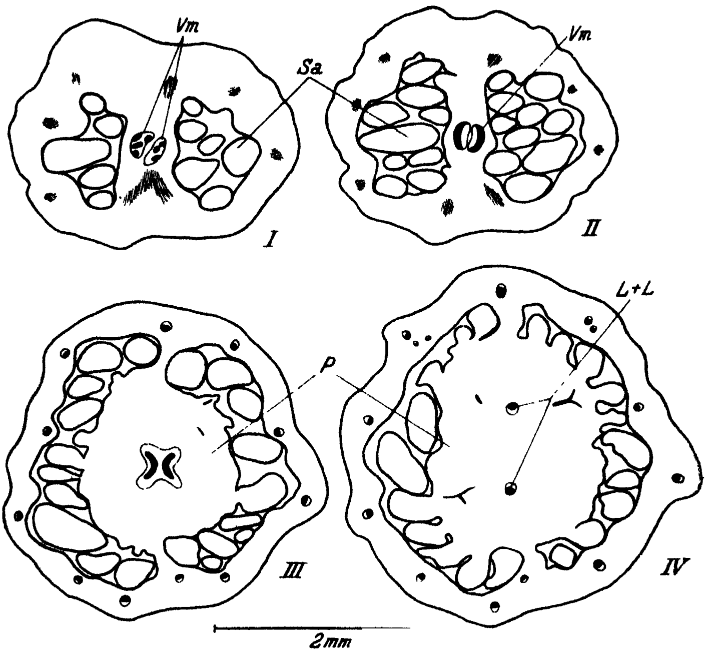


Fig. 11. *Saxifraga Aizoon.* Querschnitte durch den unteren Teil einer jungen Frucht. Schnittfolge von unten nach oben aufsteigend. Xylem der Bündel dunkel gehalten.

mediani nicht durch eine Vereinigung von Lateralia gebildet werden. Der bei *Saxifraga Aizoon* eingeschlagene Weg stellt nur eine Abkürzung des üblichen Verfahrens dar, was in der Blütenregion nicht auffällig ist. Die Umlagerung in den Ventralmediani vollzieht sich erst in einer Höhe, wo die Fruchtfächer schon lange vorhanden sind. Dieses Verhalten erlaubt aber nicht den Schluß, welchen van Tieghem öfters zieht, daß nämlich die Blütenachse so weit zwischen die Fruchtblätter hineinreiche. Es läuft vielmehr nur die Gestaltung der Gefäßbündel mit den tatsächlichen morphologischen Verhältnissen nicht ganz genau gleich, was sich öfters feststellen läßt.

Die Ventralmediani bleiben auch nicht so weit bestehen, als die verwachsenen Querzonen wirklich reichen. Sie spalten sich nämlich bald wieder in ihre Bestandteile auf. Vorerst aber vereinigen sie sich und nehmen dabei die Form eines liegenden Kreuzes an (Fig. 11, III). Die getrennt bleibenden Xylemteile werden in die Länge gezogen und schließlich zerteilt. Die unteren und oberen Hälften bilden nun mit den entsprechenden Phloëmteilen zwei neue Bündel, die im Gegensatz zu den Ventralmediani senkrecht zur Sagitalebene der Karpelle liegen. Die Deutung dieses etwas umständlichen Vorganges ist einfach: Jeder Ventralmedianus gabelt sich in zwei Lateralia, von denen sich jene, die weiter oben den benachbarten und verwachsenen Karpellrändern angehören, wieder vereinigen.

Während dieser Umlagerung werden nach beiden Seiten Stränge zur Versorgung der jungen Samen abgegeben. Die Verschmelzung der benachbarten Lateralia wird erst an der Ansatzstelle des Griffels aufgehoben (Fig. 10, II). Die zu einem Karpell gehörenden Seitennerven ziehen nun in einem Bogen zum Dorsalmedianus und vereinigen sich mit diesem, ein Verhalten, das sehr an den Bündelverlauf in der Spitze eines Laubblattes erinnert.

Eryngium planum

Wie schon die Untersuchung der Blütenentwicklung ergeben hat, besitzt das Gynoeceum von *Eryngium planum* (wie das der übrigen Umbelliferen) eine große Ähnlichkeit mit jenem von *Saxifraga Aizoon*. Das Gynoeceum der Umbelliferen (Fig. 12) ist nur stärker vereinfacht als das der letzteren Art. Die Verwachsung der beiden Fruchtblätter vollzieht sich in der üblichen Weise. Dagegen sind hier nur die verschmolzenen Seitenränder der Karpelle fruchtbar; jedes Fruchtblatt bildet bloß zwei Samenanlagen aus, von denen die obere verkümmert (Fig. 12, III). Der Schlauchabschnitt der Fruchtblätter ist unfruchtbar, und dessen Höhlung wird von der einen wohlausgebildeten, herabhängenden Samenanlage ausgefüllt. Daß die Fruchtblätter tatsächlich peltat sind, geht auch hier aus dem Vorhandensein von Ventralmediani hervor, die Jackson (1933) bei verschiedenen Umbelliferen, mit Ausnahme der Gattung *Eryngium* selbst, in mehr oder weniger rückgebildeter Form nachweisen konnte. Diese kümmerliche Ausbildung der Ventralmediani ist sicherlich eine Folge des Fehlens einer medianen Samenanlage. Bei der Fruchtreife lösen sich die Ventralmediani der beiden Karpelle vom übrigen Gewebe los und werden zum Karpophor, dessen Zugehörigkeit zum Gynoeceum Jackson neuerlich bestätigt. Es wird

hier wie bei den Geraniaceen durch Abspaltung eines Teiles der Fruchtblätter ein Träger für die Teilfrüchtchen geschaffen. Bei *Eryngium* kommt es dagegen nicht zur Ausbildung eines Karpophors, und dies erklärt uns auch das Fehlen irgendwelcher Ventralmediani. Trotzdem ist aber nicht daran zu zweifeln, daß auch diese

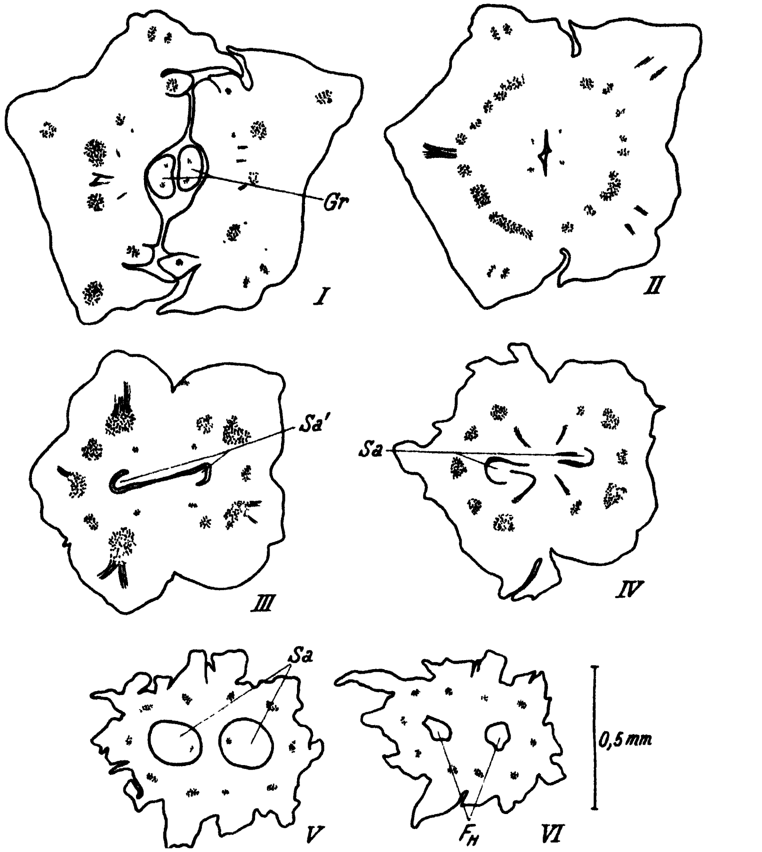


Fig 12. Querschnitte durch eine junge Knospe von *Eryngium planum*. Sa' die oberen verkümmerten und Sa die unteren wohlentwickelten Samenanlagen

Gattung peltate Karpelle besitzt. Das Vorhandensein gewisser Eigentümlichkeiten im Bündelverlauf stellt wohl eine kräftige Stütze für die Richtigkeit der Annahme einer bestimmten Gestaltung eines Organes dar. Jedoch bedeutet ein Fehlen dieser Merkmale noch lange nicht ein Nichtzutreffen der fraglichen morphologischen Deutung, insbesondere dann nicht, wenn verschiedene andere Hinweise, die aus der Entwicklungsgeschichte und aus dem Vergleich mit anderen Formen gewonnen werden, dafürsprechen, wie dies hier der Fall ist.

Gladiolus segetum

Zwischen den beiden Möglichkeiten einer Vereinigung von Karpellen, die in den Gynoeceen von *Pitcairnia* und *Saxifraga* verwirklicht sind, gibt es natürlich auch Übergangsformen, wofür diese und

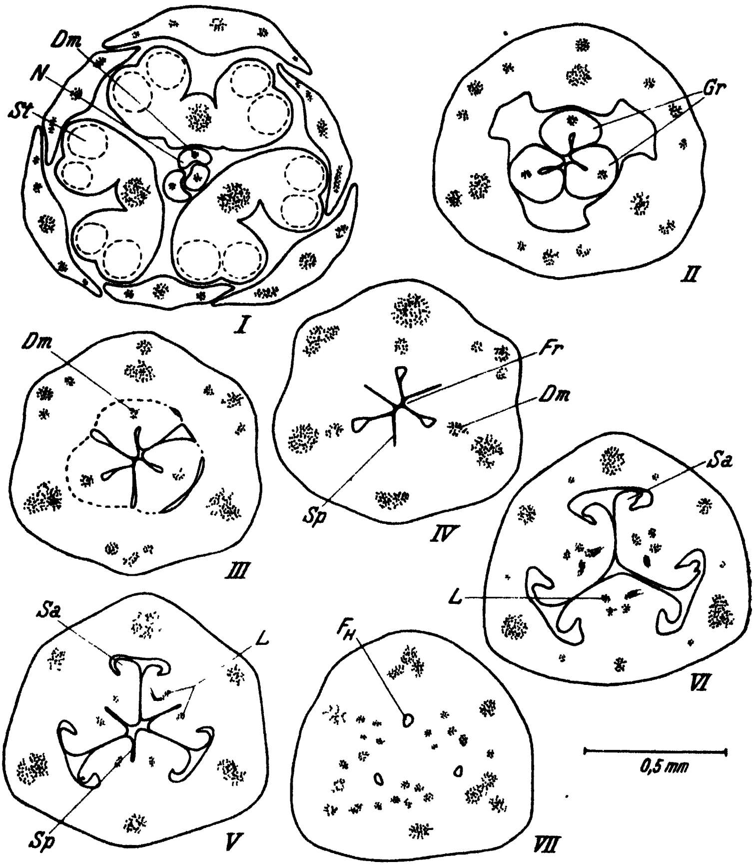


Fig. 13. *Gladiolus segetum*. Querschnittsfolge durch eine junge Blütenknospe

die nächste Art als Beispiele dienen mögen. Bei *Gladiolus* bleiben die drei Fruchtblätter im Griffelabschnitt und auch im obersten Teil des Fruchtknotens unverwachsen (Fig. 13, I—IV). Dann aber setzt die bekannte allmähliche Verwachsung der eingefalteten Karpellspreiten ein (Fig. 13, V). Diese Übergangszone nimmt hier ungefähr das obere Drittel des Fruchtknotens in Anspruch. Der ganze übrige Fruchtknoten wird von jener Zone des Gynoeceums eingenommen, in welcher die eingefalteten Spreiten miteinander ganz verbunden sind (Fig. 13, VI). Am unteren Ende des Fruchtknotens vereinigen

sich diese verwachsenen Spreiten auch in der Mitte, so daß die Basis des Fruchtknotens von Haus aus dreifächerig auftritt (Fig. 13, VII). Der Vergleich mit den schon behandelten Formen macht es wahrscheinlich, daß in dieser Zone die stark rückgebildeten Schlauchteile der Karpelle enthalten sind. Die gehemmten Querzonen sind unfruchtbar, und nur die Seitenteile der Fruchtblätter bilden Samenanlagen aus, deren submarginale Anheftung hier ebenfalls deutlich zu erkennen ist.

Canna indica

Bei dieser Art findet die größte Annäherung an die Besonderheiten des Gynoeceums der Bromeliaceen statt. Fast im ganzen fruchtbaren Abschnitt des Fruchtknotens sind die eingeschlagenen Karpellspreiten nur ganz schwach verwachsen (Fig. 14, I). Erst an dessem unterem Ende nimmt die Verwachsung größere Ausmaße

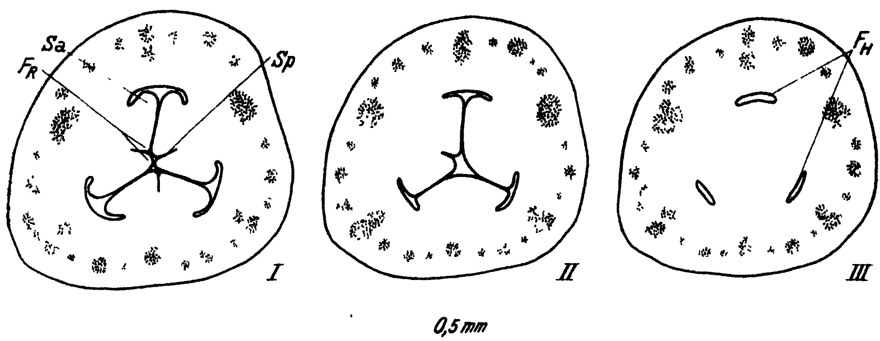


Fig. 14. Querschnitte durch einen jungen Fruchtknoten von *Canna indica* Schnitt III durch den Schlauchteil der verwachsenen Karpelle

an, und es kommt zu einer völligen Verschmelzung der Spreiten (Fig. 14, II). Im Gegensatz zu *Gladiolus* bildet dieser Abschnitt aber nur einen kurzen Übergang zur schlauchförmigen Basis der Karpelle (Fig. 14, III). Daß diese Fruchtblätter wirklich peltat sind, geht nicht nur aus der Bündelanordnung, sondern auch aus der Verteilung der Samenanlagen hervor. Es sind hier wie bei *Pitcairnia* die Samenanlagen U-förmig angeordnet, und die Querzone trägt eine mediane Samenanlage. Diese gibt auch Payer in seinem Tafelwerk (T. 145, fig. 21) sehr schön wieder.

Rubiaceae

Genau so wie bei freien Fruchtblättern kann es sich auch bei verwachsenen Karpellen ereignen, daß nur die Querzonen fruchtbar sind. Hübsche Beispiele für unterständige Gynoeceen

mit medianer Plazentation finden sich innerhalb der Familie der Rubiaceen.

Zunächst das Gynoeceum von *Manettia inflata.* Die beiden Fruchtblätter dieser Art, die eine große mediane Plazenta mit zahl-

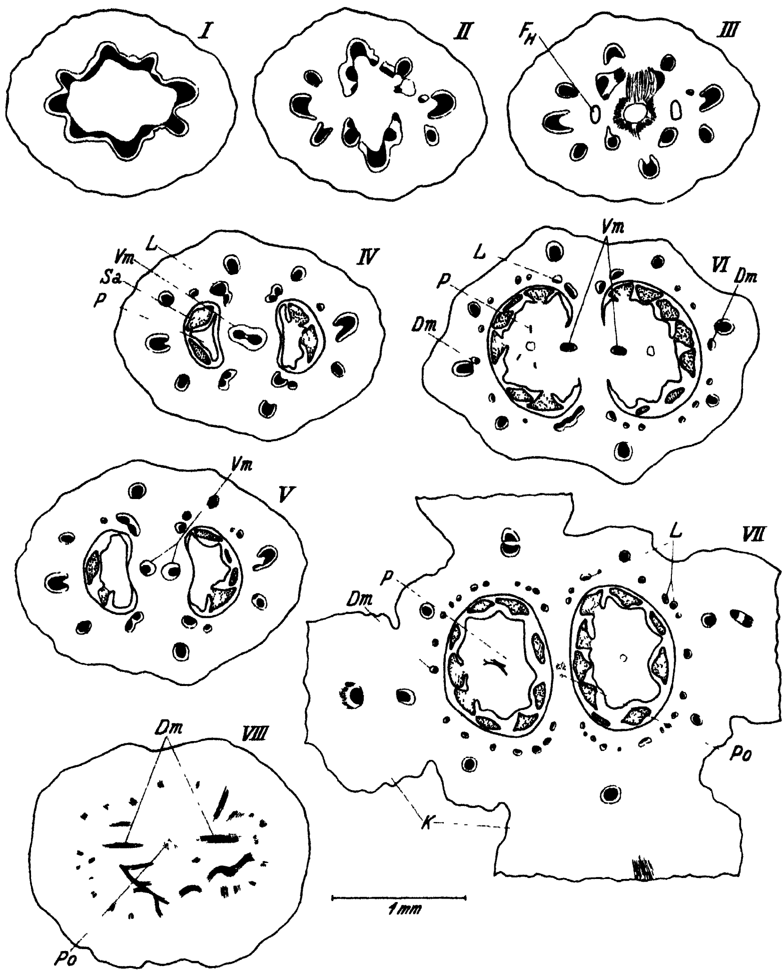


Fig. 15 *Manettia inflata* Querschnitte durch eine junge Frucht Schnitt I durch den Fruchtstiel, VI in Höhe der Ansatzstelle der Plazenten am oberen Ende der verwachsenen Querzonen und VIII durch den Griffelansatz Po Pollenleitgewebe im Griffel und im oberen Teil der Scheidewand des Fruchtknotens

reichen Samenanlagen besitzen, zeichnen sich dadurch aus, daß ihre Gefäßbündel weitgehend von jenen der übrigen Blütenteile getrennt sind.

Zur genaueren Untersuchung des Bündelverlaufes eignen sich aus den schon früher dargelegten Gründen auch hier erst die jungen Früchte. Bei der Aufspaltung des einheitlichen Bündelringes im Fruchtboden werden nach beiden Seiten hin je eine Gruppe von drei Bündeln abgegeben (Fig. 15, II). Die beiden Restgruppen, die zunächst noch untereinander in Verbindung bleiben, schieben ihre Enden gegen die Mitte vor und nehmen die Gestalt zweier gegeneinander gekehrter Hufeisen an. Hierauf spalten sich diese Enden ab und bilden in der Mitte einen neuerlichen Bündel-

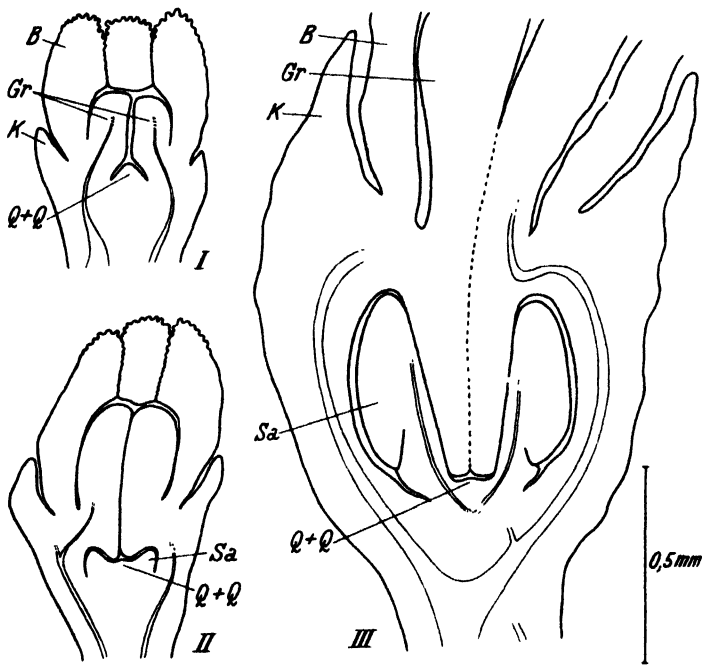


Fig. 16 Blütenentwicklung bei *Coprosma lucida*

ring (Fig. 15, III), der zunächst aus einem einheitlichen, zwei Xylemgruppen umschließenden Phloëmring besteht (Fig. 15, IV). Ein kleines Stück weiter oben in der Frucht wandern dann die Xylemstränge nach außen und drängen so das Phloëm nach innen, wobei gleichzeitig eine Zerteilung dieses Ringes in zwei einzelne Bündel, die beiden Ventralmediani, eintritt (Fig. 15, V). In den Nachbarbündeln der Ventralmediani geht eine ähnliche Umlagerung vor sich, so daß auch bei diesen nun das Xylem gegen das Innere der Fächer blickt. Es sind dies die Seitennerven der Fruchtblätter. Weitere Seitennerven und die Dorsalmediani lösen sich nach und

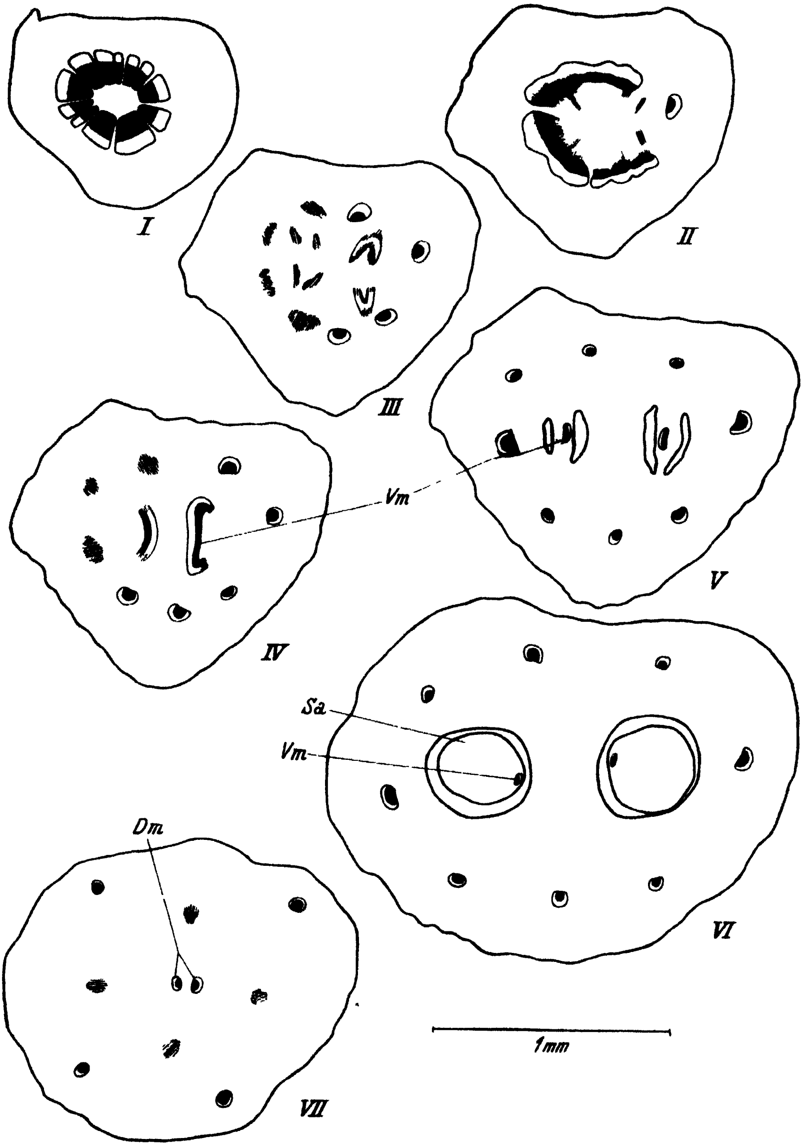


Fig. 17. *Coprosma lucida.* Querschnittsfolge durch eine junge Frucht, vom Fruchtstiel aufsteigend

nach von den Strängen der äußeren Blütenteile ab. In der Höhe der Ansatzstelle der Plazenta (Fig. 15, VI) zeigen die Karpelle dieses unterständigen Gynoeceums eine ungewöhnliche Selbständigkeit und Reichhaltigkeit in ihren Gefäßbündeln. Das Auftreten einer größe-

ren Anzahl von Seitennerven ist hier nicht wie bei *Pitcairnia* mit irgend einer besonderen Aufgabe in Beziehung zu bringen. Am oberen Ende der Frucht, das von der Achsenbedeckung freigelassen wird, vereinigen sich die Seitennerven zu einem Netzwerk und endigen so; die Dorsalmediani biegen dagegen in den Griffelrest ein.

Der genaue Bauplan dieses Gynoeceums ist natürlich nicht vollständig aus dem Bündelverlauf herauszulesen. Wie die Untersuchung junger Fruchtknoten ergibt, besteht eine weitgehende Übereinstimmung im Bau dieses Gynoeceums mit jenem von *Saxifraga Aizoon*. Wie bei dieser ist die Scheidewand oberhalb der Ansatzstelle der Plazenten nichts Einheitliches im Gegensatz zu jener im darunterliegenden Schlauchabschnitt, denn sie entsteht durch postgenitale Verwachsung der verschmolzenen Karpellränder. Jedoch werden diese Einzelheiten bald durch Ausbildung eines Pollenleitgewebes in der Mitte des Griffels und dieser Scheidewand verwischt.

Einen im wesentlichen ebenso gebauten, nur stärker vereinfachten Fruchtknoten besitzt *Coprosma lucida*. Die Entwicklung der weiblichen Blüten verläuft zunächst ähnlich wie bei *Saxifraga* und *Eryngium*. Genau wie bei diesen stellt der Höcker zwischen den Rückenteilen der Fruchtblätter die verwachsenen Querzonen dar (Fig. 16, I). An den Flanken dieses Höckers entsteht nun je eine Samenanlage, und zwar kennzeichnender Weise in einer kleinen Entfernung von dessen Spitze (Fig. 16, II) Nach der Ausgliederung der Samenanlagen vergrößern sich die Querzonen nicht mehr, ihre verwachsenen Teile lassen sich aber auch noch bei erwachsenen Blüten in Form einer kleinen Erhöhung am Grunde der Fruchtknotenhöhlung nachweisen (Fig. 16, III). Die Höhlung für die Samenanlagen wird vom Rückenteil der Karpelle gebildet. Wenn man von der Verwachsung untereinander und der Verbindung mit der becherartigen Blütenachse absieht, so erinnern diese Fruchtblätter sehr an jene gewisser *Ranunculus*-Arten, bei welchen die Samenanlagen infolge starker Verkümmerung der Querzone scheinbar in der Achsel der Karpelle und somit auf der Achse selbst stehen (vgl. Troll 1932, S. 303)

Die Zahl der Bündel ist entsprechend der allgemeinen Ausbildung der Blüte bedeutend vermindert im Vergleiche zu *Manettia* (Fig. 17). Die Ventralmediani, die in die Samenanlagen hineinziehen, werden auch hier wieder durch Vereinigung zweier getrennter Bündel gebildet. Die Zuordnung der übrigen Bündel in der äußeren Wandung des Fruchtknotens ist recht einfach: Von den acht vorhandenen Bündeln ist abwechselnd eines für ein Kelchblatt

und das nächste für ein Kronblatt bestimmt. Der Dorsalmedianus der Karpelle ist mit dem darüberbefindlichen Kronblattbündel vereinigt und löst sich erst am oberen Fruchtknotenende davon ab

Gliederung eines verwachsenblättrigen Gynoeceums

Wie im Vorhergegangenen wiederholt gezeigt wurde, übt der Achsenbecher auf den Aufbau des von ihm umschlossenen Gynoeceums keinen nachhaltigen Einfluß aus. Es ist daher möglich, auf Grund dieser Untersuchungen auch einiges über die Gestaltung des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich auszusagen.

Bei der kongenitalen Vereinigung mehrerer Karpelle zu einem Fruchtknoten wird an deren Bauplan grundsätzlich nichts geändert. Diese Feststellung wurde kürzlich auch von Juhnke und Winkler (1938) klar ausgesprochen, ohne daß aber aufgezeigt wurde, wieweit im einzelnen die Übereinstimmung in allen Teilen des Fruchtknotens geht. Solche Vergleiche können natürlich nur bei wohlausgebildeten Karpellen angestellt werden, die ihrer Hauptaufgabe nachkommen, nämlich Samenanlagen auszubilden Verkümmern einzelne Karpelle eines verwachsenblättrigen Gynoeceums, so treten bedeutende Veränderungen in deren Bauplan ein, wie Eckardt (1937) und Junell (1938) an zahlreichen Beispielen zeigen konnten.

Die vollkommenste Form, in der uns ein Karpell entgegentreten kann, ist die eines peltaten Blattes. Vereinigt man nun einen Wirtel derartiger Fruchtblätter, so erhält man ohne weiteres eine Form des verwachsenblättrigen Gynoeceums, die anscheinend ziemlich häufig verwirklicht ist Es ist dies jene Bauart, die wir bei *Saxifraga Aizoon* u. a. feststellen konnten Von den Teilen, die an einem freien Karpell zu erkennen sind, ist für unsere Betrachtung eigentlich nur die Karpellspreite wichtig. Der Blattgrund tritt wenig hervor und ist in den meisten Fällen nicht von den anderen Karpellteilen abzugrenzen, so daß er hier übergangen werden kann. Karpellstiele kommen bei einem verwachsenblättrigen Gynoeceum natürlich überhaupt in Wegfall, was ja auch schon vielfach bei freien Fruchtblättern der Fall ist. An einer peltaten Blattspreite sind gewöhnlich zwei Abschnitte zu erkennen: ein unterer sackartiger und ein oberer, in welchem die flache Spreite nur zusammengefaltet ist. Verwachsen nun solche Fruchtblätter, so bleiben die Spreitenspitzen gewöhnlich frei (Fig. 18, 1). Im übrigen Teil der gefalteten Spreite lassen sich nun nach dem Ausmaße der Verwachsung zwei Zonen unterscheiden: zunächst eine Übergangszone vom freiblättrigen Abschnitt des Gynoeceums in den verwachsenen mit noch unvollkommener

Verbindung der gefalteten Spreitenteile (Fig. 18, II), und dann eine tiefer befindliche Zone, in der die kongenitale Vereinigung der Spreiten völlig durchgeführt ist (Fig. 18, III). Durch die Vereinigung des untersten sackartigen Abschnittes der Karpellspreiten entsteht jene Zone der Fruchtknoten, die von Anfang an vollständig gefächert ist (Fig. 18, IV). Es lassen sich also an diesem verwachsen-

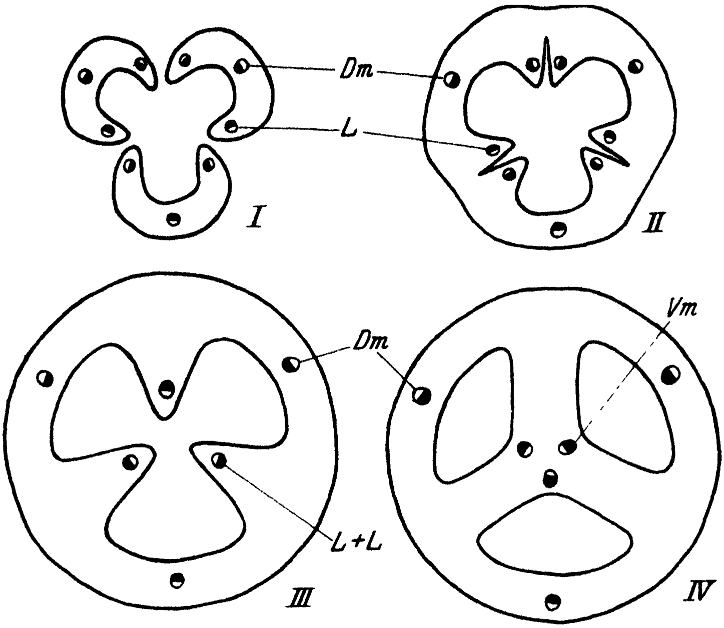


Fig. 18. Schema der vertikalen Gliederung eines verwachsenblattrigen Gynoeceums. I der freiblattrige und II—IV der verwachsene Abschnitt des Gynoeceums, der sich zusammensetzt aus der Übergangszone (II), der Zone mit der völligen Verwachsung der eingefalteten Karpellspreiten (III) und schließlich aus jener (IV) die von den schlauchartigen Teilen der peltaten und verwachsenen Karpelle gebildet wird

blättrigen Gynoeceum hinsichtlich seiner senkrechten Gliederung vier Zonen unterscheiden.

Der Verlauf der einzelnen Gefäßbündel wird zunächst einmal durch den Aufbau der einzelnen Karpelle bestimmt. Da aber ein verwachsenblättriges Gynoeceum eigentlich ein neues, einheitliches Organ darstellt, dessen ursprüngliche Bestandteile noch mehr oder weniger gut erkennbar sind, unterliegt die Anordnung der Bündel auch den morphologischen und physiologischen Erfordernissen dieses neuen Organes. Diesen Einflüssen sind die verschiedenen Verschmelzungen von Strängen benachbarter Teile von verschiedenen Karpellen zuzuschreiben.

In welcher Gliederung uns jedoch das erwachsene Gynoeceum entgegentritt, dies hängt sehr von dem weiteren Verhalten der eingefalteten Karpellspreiten in den beiden mittleren Zonen unseres Schemas ab. Je nachdem diese Karpellflügel mehr oder weniger weit in das Innere der Fruchtknotenhöhlung vorwachsen, erscheint diese mehr- oder einfächerig. Zwischen diesen beiden Ausbildungsformen besteht also kein grundsätzlicher, sondern nur ein gradueller Unterschied, worauf schon GOEBEL (1928—33, III, S. 1903) hingewiesen hat. Viele Gynoeceen, die im Alter mehrfächerig sind, erweisen sich in der Jugend als eindeutig einfächerig (Fig. 19, I u. II). Erst im weiteren Verlaufe der Ontogenese wird durch das

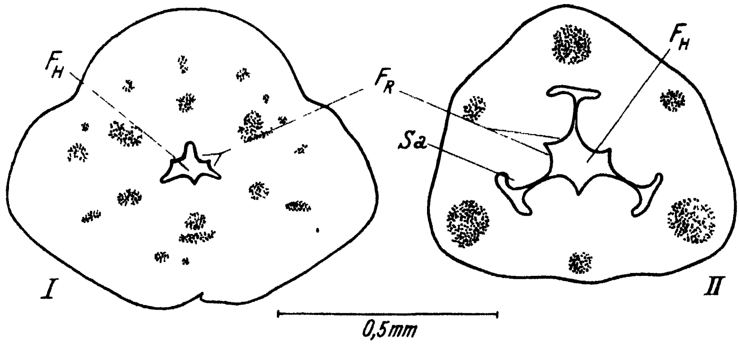


Fig. 19. Querschnitte durch sehr junge Fruchtknoten von *Pitcairnia xanthocalyx* (I) und *Gladiolus segetum* (II). Die Zerteilung der ursprünglich einheitlichen Höhlung durch die vorwachsenden Karpellspreiten in drei Fächer ist noch nicht durchgeführt.

Wachstum der Karpellränder eine völlige Zerteilung der Höhlung des Fruchtknotens, sowie eine postgenitale Verschmelzung der in der Mitte einander berührenden Karpellränder herbeigeführt. Diese erworbene Mehrfächerigkeit ist natürlich streng von jener zu unterscheiden, die durch die kongenitale Vereinigung der untersten sackartigen Abschnitte der peltaten Karpelle zustande kommt. Diese Zone erweist sich, wie schon erwähnt, von vornherein als mehrfächerig. Am erwachsenen Gynoeceum sind freilich diese beiden Formen der Mehrfächerigkeit oft schwer auseinanderzuhalten. Für die Klarlegung des Bauplanes eines verwachsenblättrigen Gynoeceums ist daher vor allem die Feststellung der kongenitalen Verwachsung wichtig, denn die postgenitalen Verschmelzungen führen hinsichtlich ihrer äußeren Erscheinung oft zu Ergebnissen, die jenen der kongenitalen weitgehend gleichen.

Der hier festgestellte Aufbau eines verwachsenen Gynoeceums, der auch der peltaten Blattform der meisten Karpelle gerecht wird,

stellt aber anscheinend nicht den Typus dieses Gynoeceums an sich dar, sondern nur eine, wenn auch häufig verwirklichte Möglichkeit des Zustandekommens eines solchen Gynoeceums. Eine Ausnahme davon bildet ja schon jenes der Bromeliaceen, wo die Verbindung der Fruchtblätter nicht über den Zustand der Übergangszone hinauskommt. Ähnlich gebaute Gynoeceen finden sich unter den Liliaceen und auch bei gewissen Verbenaceen (Junell 1934).

Die Mannigfaltigkeit der Formen, die innerhalb dieses Bauplanes vorhanden ist, wird wie gewöhnlich durch verschiedene Förderung der einzelnen Abschnitte hervorgerufen. So ist bei *Gladiolus* die Entwicklung der Schlauchzone der Karpelle stark gehemmt, ein Zustand, welcher sehr häufig anzutreffen ist. Unterbleibt die Anlegung einer Querzone überhaupt, so liegen epeltate Fruchtblätter vor. Ein Gynoeceum, das aus solchen Fruchtblättern zusammengesetzt ist, fügt sich vollkommen in den hier behandelten Bauplan ein, nur kommt der unterste mehrfächerige Abschnitt, der aus der Vereinigung der Schlauchteile der Karpelle hervorgegangen ist, zum Wegfall. Wegen dieses allmählichen Überganges ist es im Einzelfall oft unmöglich festzustellen, ob noch peltate Karpelle mit stark gehemmter Querzone oder schon epeltate vorliegen. Im Gegensatz dazu ist bei den beschriebenen Rubiaceen nur der Schlauchabschnitt fruchtbar und daher auch wohlausgebildet. Sehr häufig erscheint auch die Übergangszone nur ganz schwach angedeutet. Es können auch die beiden obersten Teile, der freiblättrige Abschnitt und die Übergangszone unterdrückt werden und überhaupt zum Wegfall kommen, was dann gewöhnlich mit dem Auftreten von Kommissuralnarben verbunden ist.

Zusammenfassung

1. Die Ergebnisse dieser Untersuchung bestätigen neuerlich die Richtigkeit jener Ansicht, nach welcher der unterständige Fruchtknoten das Ergebnis einer kongenitalen Verwachsung der Fruchtblätter mit der becherartig ausgehöhlten Blütenachse ist.
2. Die Beteiligung der Blütenachse am Aufbau des unterständigen Fruchtknotens wird an Hand der Entwicklung der Blüten zweier Cactaceen und der von *Eryngium planum* gezeigt. Die Untersuchung des zellmäßigen Aufbaues der Blütenanlage von *Eryngium* ergibt eindeutig, daß die äußere Wandung des Fruchtknotens von jenen tiefer liegenden Zellen der Anlage aufgebaut wird, die an der Bildung der seitlichen Organe unbeteiligt sind und somit Achsenzellen darstellen.

3. Das Spitzenwachstum der Karpelle und der übrigen seitlichen Blütenorgane nimmt bei *Eryngium planum* seinen Ausgang von Zellteilungen, die in der dritten Zellage der Blütenanlage, in der obersten Korpusschicht, stattfinden.
4. Daß der unterständige Fruchtknoten innen tatsächlich völlig von Fruchtblattgewebe ausgekleidet ist, geht klar aus dem peltaten Bau seiner einzelnen Karpelle hervor. Einwandfrei peltate Karpelle werden auf Grund der Entwicklungsgeschichte und des Gefäßbündelverlaufes bei *Pitcairnia xanthocalyx*, *Saxifraga Aizoon*, *Canna indica*, *Manettia inflata* und *Coprosma lucida* nachgewiesen. *Eryngium planum* und *Gladiolus segetum* besitzen mit großer Wahrscheinlichkeit ebenfalls peltate Karpelle.
5. Es wird auch eine Überlegung über den Aufbau des verwachsenblättrigen Gynoeceums angestellt. Bei diesem läßt sich sehr häufig eine senkrechte Gliederung in vier Zonen feststellen. Zu oberst die unverwachsenen Karpellspitzen, dann eine Übergangszone zum verwachsenen Teil des Gynoeceums, in der die eingeschlagenen Spreitenteile der Karpelle nur unvollkommen verwachsen sind, hierauf die Zone mit der vollkommenen Verwachsung der eingefalteten Spreiten und schließlich jene, welche die verwachsenen Schlauchteile der Karpelle enthält.

Schriftenverzeichnis

A. ARBER, Floral anatomy and its morphological interpretation. New Phytol. **32** (1933) 231—242. — D. P. BARCIANU, Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Onagraceen. SCHENK-LUERSSEN, Mitt. a. d. Bot. **2** (1875) 81—129. — E. BARTSCH, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Umbelliferenfrüchte. Diss. Breslau 1882. — G. BONNIER und J. FRIEDEL, Sur les entre-noeuds de la fleur. Rev. gen. Bot. **28** (1916) 161—184. — H. A. BORTHWICK, M. PHILLIPS und W. W. ROBBINS, Floral development in Daucus Carota. Amer. Journ. Bot. **18** (1931) 784—796. — A. BUDNOWSKI, Die Septaldrusen der Bromeliaceen. Bot. Arch. **1** (1922) 47—80, 101—105. — P. BUGNON, La theorie du polymorphisme carpellaire et le cas des legumes. Bull. Soc. Bot. France **72** (1925) 831—834. — H. CAMMERLOHER, Studien über die Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. Österr. bot. Zsch. **60** (1910) 289—300, 356—360.
L. ČELAKOVSKÝ, Über die Cupula und den Cupularfruchtknoten. Österr. bot. Zsch. **24** (1874) 358—370. — Ders., Über ideale oder congenitale Vorgänge der Phytomorphologie. Flora **67** (1884) 435—460. — Ders., Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. Abh. böhm. Ges. Wiss. VI. Folge, **8** (1876). — G. CHAUVEAUD, Sur l'insertion dorsale des ovules chez les Angiospermes. Compt. rend. séanc. Acad. sc. Paris **114** (1891) 141—143. — R. CHODAT, A propos des ovaires infères. Bull. Soc. bot. Genève 2. Ser. **7** (1915) 226—229. — H. M. CHUTE, The morphology and anatomy of the achene. Amer. Journ. Bot. **17** (1930) 703—723. — J. C. COSTERUS, Die Übereinstimmung und der Unterschied in dem Bau der Blumen von Canna und derjenigen der

Marantaceen. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **30** (1918) 59—92. — A. J. EAMES, The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Amer. Journ Bot. **18** (1931) 147—188. — E. EBER, Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae Flora **127** (1933/34) 273—330. — TH ECKARDT, Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums Nova Acta Leop. N F. 5, Nr 26 (1937). — O. EGGERS, Über die morphologische Bedeutung des Leitbündelverlaufes in den Blüten der Rhoeadales und über das Diagramm der Cruciferen und Capparidaceen. Planta **24** (1935) 14—58 A S. FOSTER, A histogenetic study of foliar determination in Carya Buckleyi var arkansana. Amer. Journ Bot **22** (1935) 88—131. — K GOEBEL, Organographie der Pflanzen III Aufl Jena 1928—33. — Ders., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In SCHENK, Handb. d Bot **3** (1884). — P. GRASSMANN, Die Septaldrüsen Flora **67** (1884) 113—136 V. GRÉGOIRE, La valeur morphologique des carpelles dans les Angiospermes Bull Acad Roy Belg V, **17** (1931) 1289 1302 Ders, L'organogénèse de l'ovaire et la déhiscence du fruit Bull. Soc R. Bot. Belg **56** (1924) 134—140) — Ders, Sporophylles et organes floraux, tige et floral axe Rec. Trav Bot Néerl **32** (1935) 453—466. — F. H HAENLEIN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Compositenblüte SCHENK-LUERSSEN, Mitt a. d. Bot **2** (1875) 144—178. — O. HAGERUP, Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae Kgl Danske Vidskab Selskab., Biol. Medd. **11** (1934) 4 M HANF, Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der Griffel und Griffeläste B. B. C., Abt. A, **54** (1936) 99—141 - G HENSLOW, On the vascular system of floral organs and their importance in the interpretation of the morphology of flowers Journ. Linnean Soc **28** (1891) 151—197 Ders, The origin of floral structures 2 Aufl London 1893. W. HOFMEISTER, Über den Bau des Pistills der Geraniaceen Flora **47** (1864) 401—410 A J. HUBER, Blüten- und Samenentwicklung der Kakteen und ihre Bedeutung für deren systematische Stellung Monatsschr d. D K G. **1** (1929) — HUISGEN, Untersuchungen über die Entwicklung der Plazenten Diss Bonn 1873 K. W. HUNT, A study of the style and stigma, with reference to the nature of the carpel Amer Journ Bot **24** (1937) 288—295 — G JACKSON, A study of the carpophore of the Umbelliferae Amer Journ Bot **20** (1933) 121—144 Dies., The morphology of the flowers of Rosa and certain closely related genera Amer Journ Bot **21** (1934) 453 466. — A C JOSHI und J V PANTULU, Origin of the inferior ovary in the Amaryllidaceae Current Sci **8** (1939) 212—213. — G. JUHNKE und H WINKLER, Der Balg als Grundelement des Angiospermengynaeceums. Beitr. Biol. Pfl **25** (1938) 290—324 — SV JUNELL, Über den Fruchtknotenbau der Boraginaceen mit pseudomonomeren Gynaeceum. Svensk Bot Tidskr. **32** (1938) 261—273 - Ders, Zur Gynaeceumsmorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung Symb Bot Upsaliensis **4** (1934) - KOHNE, Über Blütenentwicklung bei den Compositen Diss. Berlin 1869 - B. KOZO-POLJANSKI, On some „third" conceptions in floral morphology New Phytol. **35** (1936) 479—490. M. KRUGER, Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an den Fruchtknoten und Früchten zweier Solanum-Chimaren und ihrer Elternarten Planta **17** (1932) 372—436. — FR LANGE, Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger Solanum-Chimaren und ihrer Elterarten Planta **3**

(1927) 181–281. — W. LEINFELLNER, Beiträge zur Kenntnis der Cactaceen-Areole. Österr. bot. Zsch. **86** (1937) 1—60 — Ders., Das epidermale Randwachstum der Fruchtblätter. Bot. Arch. **40** (1940) 507—515. — H. v. MOHL, Eine kurze Bemerkung über das Karpophorum der Umbelliferenfrucht. Bot. Zeitg. **21** (1863) 264—266. — K. L. NOACK, Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jahrb. wiss. Bot. **61** (1922) 459—534. — J. B. PAYER, Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857. — W. RÜDIGER, Die Sproßvegetationspunkte einiger Monokotylen. Beitr. Biol. Pfl. **26** (1939) 401—443. — H. SAUER, Blüte und Frucht der Oxalidaceen, Linaceen, Geraniaceen, Tropaeolaceen und Balsaminaceen. Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Planta **19** (1933) 417—481. — E. SAUNDERS, Perigyny and carpel polymorphism in some Rosaceae. New Phytol. **24** (1925) 206—224. — Dies., The inferior ovary. New Phytol. **24** (1925) 179—185. — J. SCHACHNER, Beiträge zur Kenntnis der Blüten- und Samenentwicklung der Scitamineen. Flora **117** (1924) 16—40. — B. SCHAFER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Placenten. Flora **73** (1890) 62—104. — J. SCHNIEWIND-THIES, Beiträge zur Kenntnis der Septalnectarien. Jena 1897. — O. SCHÜEPP, Meristeme. In LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie, I. 2, Bd. IV. 1926. — T. SIELER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Blütenstandes und der Blüte bei den Umbelliferen. Bot. Zeitg. **28** (1870) 360—369, 377—382. — K. SPROTTE, Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Arch. **40** (1940) 463—506. — M. PH. VAN TIEGHEM, Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Paris 1871. — H. H. THOMAS, The structure and origin of the stigma. A contribution towards a new morphological interpretation of the Angiosperm flower. New Phytol. **33** (1934) 173—198. — J. M. THOMPSON, Studies in adv. sterility. VII. The state of flowering known as angiospermy (with special reference to placentation, and to the origin and nature of follicles and achenes). Publ. Hartley Bot. Lab. **12** (1934). — W. TROLL, Beitr. z. Morph. d. Gyn. I. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen. Planta **14** (1931) 1—18. — Ders., Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. Planta **6** (1928) 254—276. — Ders., Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta **17** (1932) 153—314. — Ders., Beitr. z. Morph. d. Gyn. III. Über das Gynaeceum von Nigella und einiger anderer Helleboreen. Planta **21** (1933) 266 bis 291. — Der., Über Bau und Nervatur der Karpelle von Ranunculus. Ber. Deutsch. bot. Ges. **52** (1934) 214—220. — Der., Morphologie, einschließlich Anatomie. In Fortschr. d. Bot. **1**—**7** (1932—38). — Ders., Die morphologische Natur der Karpelle. Chronica Botanica **5** (1939) 38—41. — Ders., Über die morphologische Natur der Blütenorgane. Der Biologe **8** (1939) 39—44. — Ders., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. I. 1. Teil. Berlin 1939. — M. UNRUH, Die morphologische Bedeutung des Karpells. Beitr. Biol. Pfl. **26** (1939) 90—124. — J. VELENOVSKÝ, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905—1913. — P. VUILLEMIN, La placenta, sa nature ligulaire. Bull. Soc. bot. France **62** (1915) 42—49. — H. WINKLER, Septizide Kapsel und Spaltfrucht. Beitr. Biol. Pfl. **24** (1936) 191—200. — R. WETTSTEIN, Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig und Wien 1935. — W. A. ZIMMERMANN, Histologische Studien am Vegetationspunkt von Hypericum uralum. Jahrb. wiss. Bot. **68** (1928) 289 bis 344.

Über zweizählige Wirtelstellungen bei den Monokotylen und die Bedeutung der Symmetrieverhältnisse für ihr Verständnis

Von THEO ECKARDT

Mit 27 Textabbildungen und 6 Tafeln

Inhaltsübersicht

Einleitung[1])

1. Die verschiedenen Blattstellungsarten der Monokotylen

Bei den Monokotylen ist bekanntlich neben der für sie charakteristischen zweizeiligen Blattstellung oder Distichie in beträcht-

[1]) Das Material zu diesen Untersuchungen stammt großenteils aus den reichen Beständen des Botanischen Gartens der Universität Halle/Saale. Soweit es erst beschafft werden mußte, war Herr Oberinspektor M. TOP in dankenswerter Weise stets darum bemüht, so daß ich u. a. auch die kapländische Amaryllidee *Ammocharis*, die Herr Inspektor HERRE aus Stellenbosch schickte, selbst zu Gesicht bekam. Einen anderen Teil stellte mir mein hochverehrter Chef, Herr Professor Dr. W. TROLL, aus seiner Privatsammlung bereitwilligst zur Verfügung. Dafür und für die stets gewährte anregende Aussprache über Fragen der organischen Gestaltung danke ich ihm hiermit herzlich.

lichem Ausmaße auch zerstreute Anordnung der Blätter, kurz Dispersion, anzutreffen. Ziemlich selten dagegen sind Wirtelstellungen, unter denen sich auch zweigliedrige, in einigen Fällen streng dekussiert angeordnete Wirtel finden, welche innerhalb einer vorzüglich distich beblätterten Pflanzengruppe als ungewöhnlich auffallen. Gerade diesen ist in der Hauptsache die folgende Untersuchung gewidmet. Man wird zunächst fragen, ob die aufgezählten Blattstellungsarten irgendwie zusammenhängen, ob sie sich aus einer Grundstellung heraus verstehen lassen.

In einer 1912 erschienenen kleinen Studie über „Scheinwirtel" äußerte GOEBEL (25) als erster die Vermutung, es werde sich durch ausgedehnte vergleichende Untersuchungen vielleicht ergeben, „daß die Blattanordnung bei den Monokotylen ontogenetisch von der ½-Stellung ... sich ableiten läßt". Tatsächlich war damit der Typus der verschiedenen Blattstellungen bei den Monokotylen bereits im voraus erkannt und ausführlichere Untersuchungen über diesen Gegenstand von HIRMER (31) und v. VEH (94) brachten die Bestätigung für diesen Gedanken, auch in Fällen, wo außergewöhnliche Stellungen vorliegen, wie z. B. in der Gattung *Costus*. Mit Recht hält v. VEH die genannte Arbeit GOEBELS, deren Erkenntnisse auch in dem betreffenden Abschnitt seiner 1913 in 2. Auflage erschienenen „Organographie der Pflanzen" die Grundlage bilden, für einen „Markstein in der Blattstellungsforschung": denn die darin geforderte vergleichende Betrachtung der ontogenetischen Abwandlungen der Blattstellung an ein und derselben Pflanze erwies sich in der Folge als fruchtbarer Weg zu ihrem Verständnis.

2. Untersuchungsobjekte und Fragestellung

Die Frage der Wirtelstellungen überhaupt[1]) bedarf trotz umfänglicher Arbeiten jüngeren Datums eines Ausbaues unter Anwendung möglichst verschiedener und umfassender Untersuchungsverfahren, vor allem unter Heranziehung der Entwicklungs-

Häufiger wiederkehrende Abkürzungen im Text, in der Abbildungs- und Tafelbeschriftung seien hier zusammengestellt

VP	= Vegetationspunkt	*V*	= Vorblatt
Hp	= Hauptsproß	*N*	= Niederblatt
Sp	= Sproß	L_1, L_2	= Laubblätter
Tr	= Tragblatt	*sq*	= Intravaginalschuppen.

[1]) Man vgl. dazu die zusammenfassende Darstellung bei TROLL (92, S. 240 ff u. S. 409 ff.) sowie die Arbeiten von SCHOUTE (67, 68 u. 71) und ZIMMERMANN (99, 100).

geschichte. Solange durchgängige Vergleiche noch nicht gezogen werden können und die Beziehungen der Wirtelstellungen zueinander und zur zerstreuten Stellung noch nicht endgültig herausgearbeitet sind, möge von einer Verwendung der Ausdrücke „echte Wirtel", „falsche Wirtel" oder „Scheinwirtel", „Bindewirtel" und dergleichen abgesehen werden. Der Einfachheit halber sei also von Wirteln schlechthin gesprochen, wenn Blätter zwischen verlängerten Internodien wirtelig zusammengeschart sind. Durch genaue Schilderung wird ja ohnehin das Wesen der zu behandelnden Wirtel deutlich hervortreten, die bei den Monokotylen meist, aber eben nicht immer sukzedane Entstehung der Wirtelglieder aufweisen

Was nun die Wirtelstellungen bei den Monokotylen anlangt, so gibt es gerade hier sowohl bei den vielgliedrigen Quirlen als auch bei den zweizähligen Wirteln genug des Problematischen. Der folgende Beitrag gilt den letztgenannten, also jenen Blattwirteln, die aus nur 2 Blättern bestehen und in vielem eine analoge Ähnlichkeit besitzen mit dem sogenannten Caryophyllaceen- und dem Oleaceen-Typus der Dekussation unter den Dikotylen. Derartige zweizählige Wirtel kommen sehr selten vor, nämlich bei Arten der Gattungen *Najas*, *Halophila*, *Gloriosa* und *Dioscorea*

Die schon länger bekannte und gegensätzlich verschiedene Wirtelbildung von *Najas* und *Halophila*, die im speziellen Teil zur Darstellung gelangt und hier zur Einführung nur kurz umrissen sei, erschien GOEBEL so merkwürdig, daß er sie zum Typus erhob und an Hand von Diagrammen (das bei *Halophila* allerdings zu berichtigen ist) einen *Najas*-Typus und einen *Halophila*-Typus aufstellte (26, Fig 205). Bei *Najas* sind die Blattpaare gleichsinnig „verschoben", d h. die ersten fertilen Blätter jedes Wirtels folgen einer Schraubenlinie, wogegen bei *Halophila* die Blattpaare, von der Medianebene des Sprosses aus gerechnet, jeweils nach entgegengesetzten Richtungen hin und herpendeln; die ersten, hier sterilen Blätter jedes Paares folgen also einer Zickzacklinie (Fig. 1 I u. II) Charakteristisch für beide Typen ist die Tatsache, daß nur jeweils eines der Blätter des Wirtels Achselsprosse hervorbringt, also fertil ist, während das andere steril bleibt.

Zum *Najas*-Typus zu rechnen sind die meist regelmäßig dekussierten Wirtel gewisser *Dioscorea*-Arten (man denke an die Sektionsbezeichnung „*Enantiophyllum*"!) und ähnliche Stellungen bei *Gloriosa*, die erstmals TROLL gewürdigt und dabei von *Dioscorea macroura* ein Querschnittsbild, von *Gloriosa superba* die Gesamtansicht eines wie dekussiert beblätterten Triebendes mitgeteilt hat

(92, S. 430 f.). Zum Unterschied von *Najas* sind hier aber die Blätter der Wirtel hinsichtlich ihrer Achselprodukte gleichwertig.

Es ist die Aufgabe dieser Untersuchung, das Zustandekommen so ungewöhnlicher Stellungsverhältnisse wie bei den aufgeführten Gattungen vor allem mit Hilfe ihrer Keimungs- und Entwicklungsgeschichte sowie auf Grund der vorkommenden Schwankungen in der Blattanordnung und unter Berücksichtigung des Einflusses der obwaltenden Symmetrieverhältnisse verständlich zu machen. Ferner ist darzutun, ob eine Ableitung dieser Wirtel aus der Grundstellung

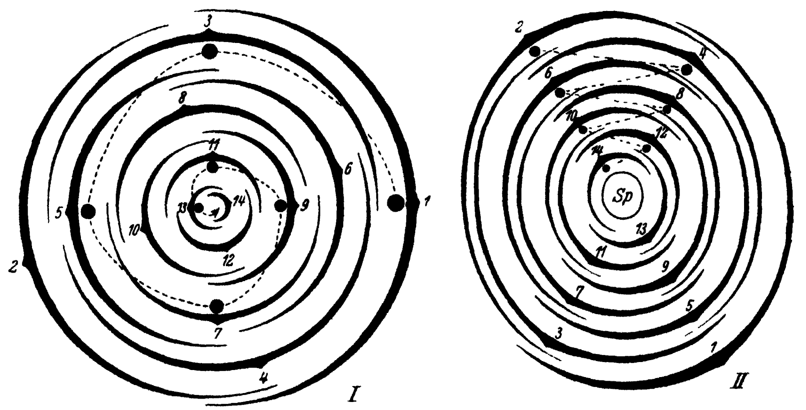


Fig. 1. Diagramme des *Najas*-Typus (I) und des *Halophila*-Typus (II) der zweizähligen Wirtelbildung bei den Monokotylen. Die Blätter sind nach ihrer Entstehungsfolge beziffert, ihre Achselprodukte sind durch Punkte markiert. Im Falle des *Najas*-Typus folgen diese einer Schraubenlinie, beim *Halophila*-Typus bilden sie eine Zickzackkurve. Die größeren Abstände zwischen den einzelnen Blattwirteln bedeuten verlängerte Internodien. Sonstige Erklärung im Text.

der Monokotylen, der Distichie, verfochten werden kann, wie das Goebel ganz generell angenommen hat. Im Rahmen des *Halophila*-Typus werden noch Fälle grundsätzlich gleicher Blattstellung zu behandeln sein, verschieden lediglich darin, daß hierbei durch völlige Stauchung der Sproßachsen die Blattpaare dicht zusammengedrängt bleiben und die Blätter einer Paarungseinheit einander in den Achselprodukten gleichwertig sind. Eine derartige Blattstellung wurde bei Arten von „*Ophiopogon*" (heute aufgeteilt in die Gattungen *Liriope* und *Mondo*), von *Kniphofia*, *Haemanthus*, *Clivia* und bei *Ammocharis coranica* festgestellt.

3. Zur Frage der „Blattpaarung"

Die Bildung zweizähliger Wirtel bei den Monokotylen nach Art von *Najas* und *Halophila* hat Goebel so zu erklären versucht, daß

er erstens ein sehr enges Zusammenrücken je zweier Blätter, nahezu bis auf einen Knoten, annahm. Bleibt bei dieser Art rhythmischer Internodien-Stauchung und -Verlängerung die distich-bilaterale Symmetrie gewahrt, so ergibt sich eine Stellung, wie sie z. B. *Potamogeton densus* aufweist (s. die Abb. 299 bei GOEBEL, 27. S. 290). Kommt es aber bei asymmetrischem Wachstum des *VP* durch sogenannte „Scheiteltorsion" zu einer kongenitalen Schraubung, so sind zwei Fälle möglich: „in dem einen — der GOEBELS zweite Annahme darstellt — findet ein Zusammenhalten je zweier („gepaarter") Blätter statt, die einander noch annähernd gegenüberstehen, im andern ist jedes Blatt für sich (26, S. 208 ff.)".

Mit dieser Auffassung ist allerdings mehr beschreibend die äußere Erscheinung dieser Wirtel in zwei Komponenten zerlegt worden, nämlich in eine Paarung in longitudinaler und eine solche in lateraler Richtung. Für unsere Blattstellungsfrage bedeutsam ist die Annahme einer Paarung in lateraler Richtung. Wir müssen also zuvörderst prüfen, ob ein Zusammenhalten je zweier Blätter zu einer Paarungseinheit auch bei denjenigen Monokotylen vorkommt, deren Blattstellung aus Distichie über Spirodistichie in die zerstreute Stellung übergeht. Das Vorkommen einer solchen Blattpaarung ist tatsächlich mehrfach behauptet worden und im folgenden bleibt zu untersuchen, ob die Argumente dafür stichhaltig sind.

Beim Zustandekommen zerstreuter Beblätterung aus Distichie werden die einzelnen Blätter im allgemeinen um einen gleichmäßigen Betrag „gedreht". In manchen Fällen sollen aber im spirodistichen Bereich je zwei Blätter, mit einer Divergenz von etwa 180° zwischen sich, zu einem Paar zusammenhalten, so daß die durch Scheiteltorsion bewirkte Schraubung sich in der Drehung der so verbundenen Blattpaare kundgibt (Paarung in lateraler Richtung). An Hand eines Schemas (Fig. 2 I) seien diese Verhältnisse verdeutlicht, wozu ich freilich betonen muß, daß mir eine derartige Stellung aus eigener Anschauung nicht bekannt geworden ist. Dagegen bildet SACHS (62) einen Querschnitt eines Sprosses von *Aloe serra* ab (eine Reihe anderer *Aloe*-Arten soll sich ebenso verhalten), der seiner Meinung nach das in Rede stehende Phänomen der Blattpaarung erkennen läßt (Fig. 2 II) und der deshalb dem Schema zur Seite gestellt sei. SACHS gibt davon folgende Schilderung (62, S. 197): „die ersten sechs Blätter sind genau zweireihig alternierend mit konstanter Divergenz ½ angeordnet, mit dem 7. Blatt wird diese Anordnung plötzlich geändert, statt über 5 stellt es sich zwischen 5 und 6, das 8. Blatt aber zeigt zu 7 die Divergenz ½, das 9. Blatt aber ändert die Divergenz von neuem, statt über 7 stellt es sich zwischen 7 und 6, das 10. Blatt weicht wieder um ½ von 9 ab und in dieser Weise geht es fort. Die Blätter 7—15 sind offenbar paarweise geordnet (Sperrung von mir), die Paare sind (7,8), (9,10), (11,12), (13,14), jedes Paar besteht aus 2 alternierenden (nicht gegenständigen) Blättern, deren Divergenz gleich ½ ist, die Paare selbst aber

divergieren um kleine Bruchteile unter sich. Auf den ersten Blick erscheinen solche Stellungsverhältnisse wie zweizeilige, die durch Drehung des Stammes verändert worden sind". Ähnliche Fälle waren ihm angeblich schon von Dracaenen und manchen Aroideen bekannt. Eine Bestätigung haben diese Befunde aber bis heute nicht erfahren und außerdem sind auf dem *Aloe*-Querschnitt bedenklicherweise die Blattmittelpunkte nicht angegeben; die Blätter sind nämlich deutlich asymmetrisch gestaltet und die innersten sind sicher nicht mehr gepaart.

Desgleichen hat ENGLER eine anscheinend auffällige Blattpaarung bei der Gattung ***Heteropsis (Araceae)*** festgestellt, die er wie folgt beschreibt (22, S. 168): „die Seitenzweige beginnen mit 2 Niederblättern, von denen das erste selten dem Tragblatt gerade gegenübersteht, auch ist selten das zweite dem ersten genau opponiert, auch die nun folgenden Laubblätter halten selten genau die ½-Divergenz ein, vielmehr bemerkt man, daß je ein Blattpaar um 60—90° weiter nach rechts

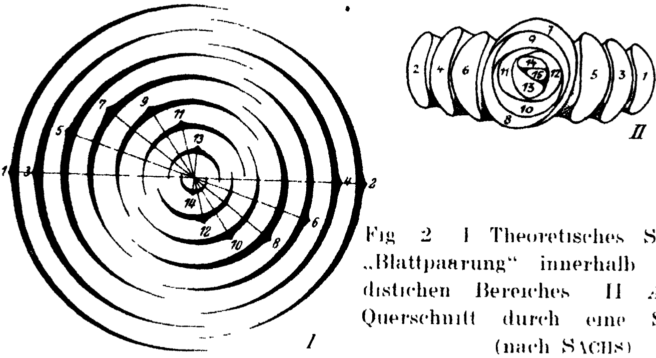


Fig. 2. I Theoretisches Schema für „Blattpaarung" innerhalb des spirodistichen Bereiches. II *Aloe serra* Querschnitt durch eine Sproßspitze (nach SACHS)

oder links gedreht ist als das vorangehende an demselben Zweige findet die Drehung der aufeinanderfolgenden Blattpaare stets nur in derselben Richtung statt"[1]). Da diese Beobachtung an Herbarmaterial gemacht wurde, empfiehlt ENGLER eine Nachprüfung an lebendem. Bei GOEBEL (27, S. 289) ist die Oberansicht einer Pflanze von *Crinum Powellii* abgebildet, an der innerhalb der beiden gedrehten Blattzeilen ebenfalls eine Paarung festzustellen ist: „in den Blattpaaren stehen einander die beiden Blätter annähernd gegenüber, das betreffende Paar ist aber gegen das vorhergehende und das folgende Blattpaar deutlich gedreht (S. 290)". Ein Schnitt dürfte aber weit mehr beweisen als der bloße Augenschein, zumal bei so stark gekrümmten Blättern!

Weiterhin erwähnt HIRMER „die Tatsache der bestehenden Koppelung zweier Blätter unter Zugrundelegung der distichen Symmetrie. Das Primäre aller dieser Stellungen ist, auch bei größter Asymmetrie, die Verbindung zweier einander mehr oder minder diametral gegenüberliegenden Organe zu einer Einheit im entwicklungsgeschichtlichen und -mechanischen Sinn (31, S. 36)". Freilich reichen die Unterlagen für diese seine Deutung der Paarung — es handelt sich um ein Diagramm der Blattstellung von Knospen älterer Pflanzen von ***Funkia Sieboldiana*** Hook. — meines Erachtens nicht aus, mißt man nämlich die Divergenzen dieses

[1]) Bei HIRMER (31, S. 41) wird dieses Zitat fälschlicherweise ***Orontium aquaticum*** zugeschrieben, während umgekehrt das von ihm bei ***Heteropsis*** Zitierte für ***Orontium*** gilt.

Diagramms nach dem der Schraubung entsprechenden langen Wege, so erhält man zwar starke Sprünge innerhalb der schwankenden Winkelwerte, aber kein klares Bild einer regelmäßig fortschreitenden Blattpaarung. Die Werte sind folgende (Blatt 1 ist das älteste, Blatt 10 das jüngste):

1 · 2 = 180° + 23°	6 . 7 = 180° + 47°
2 · 3 = 180° + 16°	7 : 8 = 180° + 29°
3 · 4 = 180° + 16°	8 · 9 = 180° + 74° !
4 · 5 = 180° + 71° !	9 · 10 = 180° + 41°
5 · 6 = 180° + 46°	

Die von HIRMER eingehend geschilderte *Aloe saponaria* (31, S 19) zeigt im Gegensatz zu den von SACHS untersuchten *Aloe*-Arten keine gesetzmäßig durchgeführte Paarung Zwar sind ab und zu zwei Blatter mit einer von 180° wenig abweichenden Divergenz gekoppelt, aber solche Paare treten unregelmäßig zwischen mehr oder weniger gleichmäßig verteilten Blattern auf

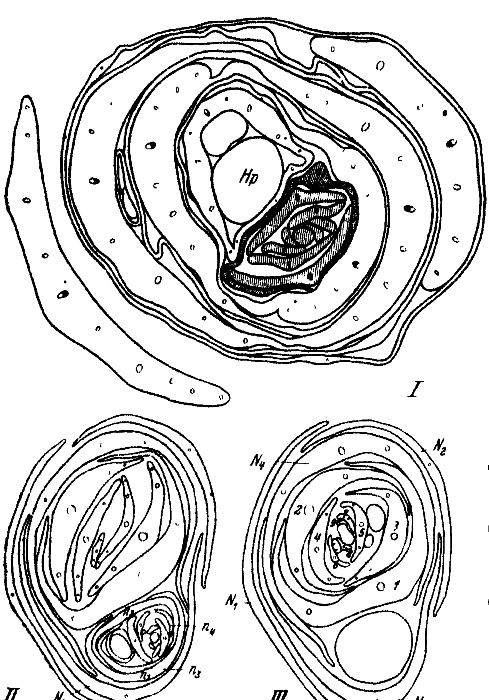


Fig 3 Querschnitte durch Sprosse von *Heteranthera zosterifolia* (I) und von *Vallisneria spiralis* (II, III). N_1–N_4 Niederblätter des Hauptsprosses, n_1—n_4 diejenigen des Achselsprosses von N_1.

Es geht nicht immer an, von einem Einzelfall aus eine weitreichende Gesetzmäßigkeit ableiten zu wollen In Fig. 3 I ist ein Querschnitt durch einen Sproß (*Hp*) von *Heteranthera zosterifolia* wiedergegeben, auf dem deutlich die beiden gewundenen Blattzeilen hervortreten. Der schraffiert hervorgehobene Achselsproß eines dieser Blätter beginnt mit einem schräg rückwärts liegenden Vorblatt (dunkler gehalten), worauf die spirodistich angeordneten Laubblätter folgen. Diese scheinen nun zu Paaren zusammenzuhalten, so daß jeweils ganze Paare gegeneinander gedreht sind. In Wirklichkeit aber sind die Blätter asymmetrisch und durch den Knospenverband in ihrem oberen, freien Abschnitt einseitig zusammengedrängt. Ein anderer Querschnitt (Taf. I 1) durch eine jüngere Achselknospe zeigt im Bereich des VP

dagegen deutlich, daß die einzelnen Blätter um gleichmäßige Beträge gedreht sind und keine Paarung vorliegt.

Endlich wären noch jene Beispiele zu bringen, bei denen zu einer Koppelung ein Unterschied in der Fertilität der Blätter eines Paares dazukommt. Hier ist vorzüglich die Blattstellung von *Ottelia* zu nennen, die seit MONTESANTOS (50) als ein Fall von Blattpaarung gilt. Zwar bemerkte dieser Autor schon, „bezüglich der Blattstellung am *VP* haben wir stets eine ⅖-Divergenz wie die Fig. 32 zeigt. In späteren Stadien aber, bei der Entwicklung der Achselknospen, sind diese in 6 Orthostichen angeordnet, obwohl die neu am *VP* entstehenden Blätter die ursprüngliche Stellung behalten, so daß einerseits die sterilen, andererseits die fertilen Blätter zwei Spirallinien bilden ... die spätere Anordnung der Achselknospen in 6 Orthostichen ist wahrscheinlich Verschiebungen zuzuschreiben (S. 18/19)." Eigene Untersuchungen an *Ottelia*-Sproßspitzen ergaben nie jene Paarung, wie sie MONTESANTOS abgebildet hat (50, Abb. 33). Es seien zwei Messungen mitgeteilt, die eine nach dem langen Wege, die andere nach dem kurzen, woraus ersichtlich ist, daß keine ⅖-Stellung vorliegt, sondern eine Divergenz von ungefähr 156 bis 158° vorherrscht. Im übrigen schwanken die Winkelwerte beträchtlich.

Tabellen der Divergenzen zweier Pflanzen von *Ottelia alismoides*:

a) jüngere Pflanze	b) ältere Pflanze
1 : 2 = 180° + 34°	1 : 2 = 122°
2 : 3 = 180° + 11°	2 : 3 = 176°
3 : 4 = 180° + 46	3 : 4 = 151
4 : 5 = 180° + 27°	4 : 5 = 162
5 : 6 = 180° + 30	5 : 6 = 168
6 : 7 = 180° + 42	6 : 7 = 141
7 : 8 = 180° + 12°	7 : 8 = 157°
8 : 9 = 180° + 35°	8 : 9 = 158
9 : 10 = 180° + 34°	9 : 10 = 156
10 : 11 = 180 + 28°	10 : 11 = 165°
11 : 12 = 180° + 41°	11 : 12 = 156
12 : 13 = 180° + 20°	12 : 13 = 157°
	13 : 14 = 156°

Bei *Stratiotes aloides* ist von einer Paarung noch weniger zu bemerken, wie es überhaupt kein Beweis für die zweizeilige Natur dieser Stellungen sein muß, daß fertile und sterile Blätter abwechseln, wie v. VEH meint (94, S. 95). Gerade die in diesem Zusammenhang genannte *Vallisneria spiralis* besitzt eine Folge steriler und fertiler Blätter, die nichts mit dem distichen Rhythmus zu tun hat

Fassen wir zunächst den Achselsproß des Niederblattes N_3 in Fig. 3 II ins Auge, so beginnt dieser mit einem dem Tragblatt superponierten, abaxialen Niederblatt (n_1), dem das zweite (n_2) median hinten gegenübersteht. Das dritte (n_3) liegt schräg transversal und bringt einen Achselsproß hervor, ihm befindet sich gegenüber ein viertes Niederblatt (n_4), worauf in spirodistischer Anordnung die Laubblätter folgen. Nennt man die Blätter ohne Achselprodukte sterile (*st*), die anderen mit solchen fertile (*f*), so ergibt sich die Blattfolge (für Fig. 3 III):

N_1	N_2	N_3	N_4	L_1	L_2	L_3	L_4	L_5	L_6	L_7	L_8	L_9	L_{10}
st	st	f	st	st	st	f	st	st	f	st	st	f	st

d. h. vom Anfang abgesehen, wo zwischen N_3 und L_3 drei sterile Blätter zwischengeschaltet sind, folgen immer auf ein fertiles zwei sterile usf. An einem älteren Sproß erwiesen sich als fertil die Blätter 3, 6, 9, 12, 15, 18. Für diesen Sproß seien noch die Divergenzen, gemessen nach dem langen Wege, bekanntgegeben:

1 : 2 = 180° + 23°	9 : 10 = 180° + 23°
2 : 3 = 180° + 14°	10 : 11 = 180° + 21°
3 : 4 = 180° + 24°	11 : 12 = 180° + 18°
4 : 5 = 180° + 19°	12 : 13 = 180° + 46°!
5 : 6 = 180° + 16°	13 : 14 = 180° 8°!
6 : 7 = 180° + 26°	14 : 15 = 180° + 42°
7 : 8 = 180° + 11°	15 : 16 = 180° + 7°
8 : 9 = 180° + 19°	16 : 17 = 180° + 22°
	17 : 18 = 180° + 26°

Auffallend sind die zwei größeren Winkelwerte von 46° bzw. 42° Drehung über 180° hinaus sowie in einem Fall ein „Unterwert" von −8°. Es kann hier nicht näher auf die interessante Pflanze eingegangen werden, deren Verzweigung, Vorblattstellung u. a. noch reizvolle Probleme birgt (s. a. ROHRBACH, MÜLLER, ASCHERSON und GÜRKE). Besonders hinweisen möchte ich aber auf die Stellung der vier Niederblätter, die jeden Sproß einleiten, weil sie in annähernd zueinander gekreuzten Paaren stehen. v. VEH führt noch *Hydrocharis morsus ranae* und *Hydromistria stolonifera* an (94, S. 96), bei denen die Blätter 1, 3, 5, 7 usw. steril, die Blätter 2, 4, 6 usw. fertil sind. Gleichwohl ist von einem einleitenden Paar Niederblättern abgesehen die Schraubung im übrigen eine gleichmäßige, es sind auch hier die fertilen und sterilen Blätter nicht zu Paaren gekoppelt.

Alle aufgeführten Fälle behaupteter Blattpaarung bei dispergierten Monokotylen sind also unzureichend, es kann zur Zeit keine Pflanze vorgewiesen werden, an der Blattpaarung nach Schema Fig. 2 I, wenn auch nur in grober Annäherung, zu beobachten ist. Es ist demnach auch nicht möglich, mit dem bisher angenommenen Vorkommen einer Blattpaarung innerhalb des spirodistichen Bereiches die ausgesprochene Blattpaarung unserer wirteligen Untersuchungs-Pflanzen im Sinne einer Steigerung des Phänomens erklären zu wollen. Wir müssen daher versuchen, auf Grund einer eingehenden Analyse der Eigentümlichkeiten und Variationen der Blattstellung an unseren Untersuchungspflanzen selbst ihre durch Blattpaarung ausgezeichnete Wirtelbildung verständlich zu machen.

4. Vergleichender Ausblick auf ähnliche Probleme bei den Dikotylen

Wie TROLL (92, 93) neuerdings nachgewiesen hat, läßt sich auch bei gewissen Dikotylen die Dispersion aus ursprünglicher Distichie ableiten, ja wie im Anschluß daran HACCIUS (28) ausgeführt hat, ist hier das Zustandekommen zerstreuter Blattstellung nach Art der Monokotylen sogar ziemlich weit verbreitet. Es besteht nur insofern ein Unterschied, als der Distichie-Zone ein oder zwei dekussierte Wirtel vorausgehen, nämlich entweder allein der Kotyledonar-Wirtel (*Vicia*-Typus der Distichie) oder außer diesem noch ein mit ihm gekreuzter Primärblatt-Wirtel (*Phaseolus*-Typus der Distichie). Im Hauptpunkte aber, was den Übergang von Distichie in Dispersion anlangt, herrscht weitgehende Übereinstimmung bei Monokotylen und distich beginnenden Dikotylen.

Bei diesen Dikotylen ist zwar das Vorkommen einer Blattpaarung nach Art von Fig. 2 I noch nicht behauptet worden, man könnte aber die Fig. 13 I in der Arbeit von HACCIUS (28, S. 87), die einen Querschnitt durch eine Keimpflanze von *Medicago lupulina* darstellt, in diesem Sinne auffassen auf Grund der Messung der Divergenzen.

1 : 2 = 180	5 . 6 = 190
2 : 3 = 223	6 · 7 = 215
3 : 4 = 180°	7 8 = 191
4 : 5 = 213	

d. h. die Blätter sind nicht gleichmäßig verteilt, sondern es heben sich die Blattpaare (1,2) (3,4) (5,6) (7,8) heraus, zwischen denen die Schraubung einen höheren Betrag erreicht als zwischen den beiden Blättern eines Paares. Die beiden äußersten Paare treten am besten hervor, gegen den *VP* zu wird die Erscheinung undeutlicher. Es ist also zu bedenken, ob nicht Drehungen der Sproßachse hier eine Rolle spielen, wie das SACHS auch schon von seiner *Aloe serra* vermutet hatte. Außerdem müßte einmal eine ganze Reihe von Keimpflanzen dieser Art untersucht werden, um zu erfahren, ob die Erscheinung der Paarung konstant auftritt[1]). Das Vorkommen von Blattpaarung in der Region langsam drehender Spirodistichie ist also auch bei Dikotylen noch nicht gesichert. Am meisten Aufmerksamkeit verdienen die auf den ersten Blick den Eindruck einer deutlichen Paarung erweckenden Stellungen bei *Cle-*

[1]) Nach mündl. Mitteil. hat Frl. Dr. HACCIUS diese Aufgabe bereits in Angriff genommen.

matis montana f. rubra und *Clematis Vitalba* (HACCIUS, S. 97, z. T. nach STERCKX). Speziell darauf gerichtete Untersuchungen in der Gattung *Clematis* werden für die ganze Frage der Paarung und Wirtelbildung überhaupt sehr aufschlußreich sein.

Zum Schluß ist noch hinzuweisen auf die Behandlung der Frage „Distichie und Dekussation" durch HACCIUS (28, S. 77 ff.), an der uns am meisten die Ablösung disticher Stellungen durch dekussierte interessiert. Derartiges kommt verschiedenlich vor, z. B. im Bereich der *Urticales*, bei *Valeriana-*, *Swertia*-Arten und in einigen anderen Fällen. Es ist nun die Frage, welcher Art die dabei auf Distichie folgende dekussierte Wirtelbildung ist und ob irgendwelche Beziehungen zu der vorhergehenden Distichie-Zone vorhanden sind. Der Übergang erfolgt anscheinend in den meisten Fällen unmittelbar, es kommen aber auch unregelmäßige Zwischenstellungen vor. Wenn einmal der ganze hierher gehörige Fragenkreis durchgearbeitet ist, dann erst werden sich Vergleiche mit den im Hauptteil zu schildernden zweizähligen Wirteln der Monokotylen ziehen lassen.

Hauptteil

I. *Stellungen vom Najas-Typus*

Das Wesentliche an den hierher gehörigen Stellungen ist zusammengefaßt in dem Schema Fig. 1 I. Sie machen den Eindruck dekussierter Wirtelbildung, die zum Wirtel gepaarten Blätter entstehen meist deutlich nacheinander und man kann so die Altersfolge der Blätter bestimmen. Die Blätter 1, 3, 5, 7 usw. liegen dabei auf einer Schraubenlinie und bringen beim Typus (*Najas*) allein Achselsprosse hervor. Die Blätter jedes Paares stehen einander meist nicht gerade gegenüber, aber die Drehung zwischen den Paaren gleicht ungefähr die Unregelmäßigkeiten bei der Paarung wieder aus. Die Gattungen *Gloriosa* und *Dioscorea* sollen vor *Najas* behandelt werden, da bei ihnen die Blattstellung noch variabler ist und die Blätter eines Paarungswirtels einander in den Achselprodukten gleichwertig sind.

1. *Gloriosa*

In dieser Gattung trifft man neben Dispersion ziemlich häufig eine Blattstellung an, die in hohem Maße echter Dekussation ähnelt (s. Abb. bei TROLL, 92, S. 431), ja in ganz seltenen Fällen werden Etagen dreizähliger Wirtel gebildet. Das gelegentliche Vorkommen wirtelig gepaarter Blätter als Einschaltung in einer im übrigen zerstreuten Blattfolge hat schon IRMISCH bemerkt; er stellte fest, daß bei *Methonica* (= *Gloriosa*) *virescens* Kunth und M. *superba* Lam. die Sprosse eine große Anzahl Blätter hervorbringen, „welche, obschon manche von ihnen paarweise genähert sind, spiralig stehen ..." (39, S. 217). Unterhalb der end-

standigen Infloreszenz verzweigt sich der im übrigen einfache Hauptsproß: „In der Nähe der Verzweigung rücken 4 Laubblätter so übereinander, daß sie scheinbar in 2 Paaren wirtelförmig beisammen stehen, allein eine genauere Untersuchung zeigt, daß sie in eine ganz niedergedrückte Spiralwindung (wenn ich nicht irre, wie die vorhergehenden Blätter, in ⅖-Divergenz) geordnet sind..." In einer Anmerkung wird von diesen Seitensprossen an der Hauptachse noch weiter ausgeführt, sie hatten „zwischen einzeln stehenden, häufig paarweise oder auch zu dreien (oft eine ganze Reihe) genäherte, doch gleichfalls spiralgestellte Blätter, verhalten sich also in der Blattstellung wie der Hauptstengel."

Die jungen Keimpflanzen von *Gloriosa* sind, nach den Abbildungen IRMISCHs zu schließen, zunächst distich beblättert. Im Text ist das zwar nicht eigens erwähnt, auch fehlen leider Angaben über die Blattstellung der herangewachsenen Keimpflanze im ersten Lebensjahr. Mir selbst standen Keimpflanzen auch nicht zur Verfügung. Wenn die Blattstellung der erwachsenen Pflanzen, wie IRMISCH meint, zerstreut ist nach ⅖, so darf man diese jedenfalls aus der Distichie der Keimpflanzen ableiten. Es bietet sich daneben aber auch die Möglichkeit, die Folge der Blattstellungen am Grunde der jährlichen Erneuerungstriebe selbst zu untersuchen und so unmittelbar die Herausbildung der verschiedenen Stellungsmöglichkeiten, besonders der alternierenden Wirtel, zu verfolgen.

Die Erneuerungstriebe, die an der Spitze der zwei Knollenarme entspringen, beginnen mit 3 Niederblättern, die nach IRMISCH folgende Stellung haben sollen: zunächst ein adossiertes Vorblatt (V), dann superponiert zu diesem, also ebenfalls adossiert, das nächste Niederblatt (N_1), während das dritte (N_2) median vorne entspringt. Das erste Laubblatt (L_1) würde bei distischer Fortsetzung der Blattstellung median nach rückwärts fallen. Es fiel indes schon IRMISCH auf, daß der in der Achsel von L_1 heranwachsende kleinere Knollenast seitwärts zu der Mutterknolle stand „und seine Spitze fiel auch nicht in eine senkrechte Ebene mit dem größeren Knollenaste. Es hatte dies wohl seinen Grund darin, daß das erste Laubblatt, in dessen Achsel die von dem kleineren Knollenaste getragene Knospe steht, nicht genau mit dem dritten Niederblatt (= N_2 unserer Beschriftung) alterniert ... (39, S. 200 f.)." Danach scheint frühzeitig die distiche Anordnung aufgegeben zu werden. Wir werden aber gleich sehen, daß die von IRMISCH angegebene Stellung der Niederblätter nicht in allen Punkten zutrifft.

Zur Untersuchung wurde stets *Gloriosa simplex* verwendet, die sich im vegetativen Bereich kaum wesentlich von *Gl. superba* unterscheiden dürfte. In Fig. 4 ist eine Querschnittserie durch einen Erneuerungstrieb von der Spitzenregion bis zu seiner Basis dargestellt. In I sind die Blattspitzen von N_1, N_2 und L_1 getroffen, die bei den weiter unten nur noch scheidig entwickelten Niederblättern durch Hervortreten des Mittelnerven und einen ihm gegenüberliegenden Einschnitt eine genaue Bestimmung der Blattmediane gestatten. N_2

steht N_1 gegenüber, dagegen ist L_1 aus der Distichieebene leicht herausgedreht. Ein Querschnitt in der Nähe des *VP* (II) zeigt alle bisher angelegten Blätter[1]). Von L_1 bis L_4 herrscht Spirodistichie und von da ab geht die Blattstellung in die zerstreute über. Weiter unten geschnitten (III) wird bereits das Vorblatt *V* getroffen, das in dem vorliegenden Falle durchaus ein Doppelgebilde sein könnte. Aber andere Beispiele sprechen nicht so eindeutig für diese Auffassung, wie ja die Frage des adossierten Vorblattes überhaupt

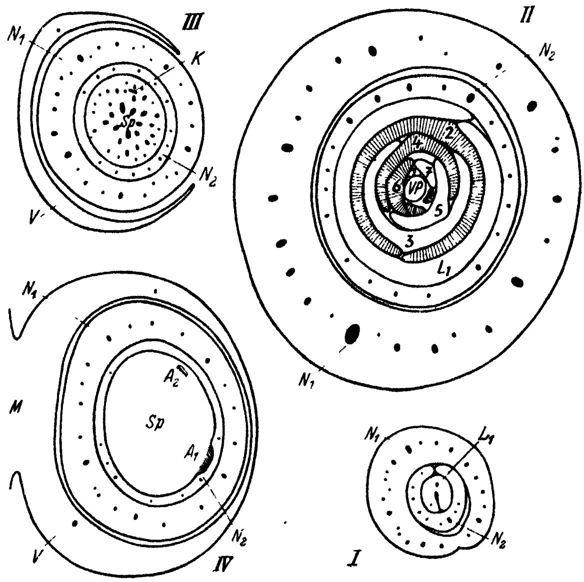


Fig. 4. Querschnitte durch einen Erneuerungstrieb von *Gloriosa simplex* von der Spitze zu seiner Basis. *M* Mutterachse; *K* Kanal, der von L_1 hinunterführt zu seiner Achselknospe A_2. A_1 Achselsproß von N_2

in vielen strittigen Fällen einer neuen Bearbeitung bedürfte. Innerhalb der Scheidenröhren von N_1 und N_2 steckt die Sproßachse, in der ein winziger Kanal (*K*) entlangzieht. Dieser führt vom Laubblatt L_1 her zu seiner weit nach unten verlagerten Achselknospe A_2, die auf dem untersten Querschnitt (IV) eben angelegt wird. Weiter entwickelt ist bereits die Knospe A_1 in der Achsel von N_2, an der Teile des schräg getroffenen Vorblattes des nächstjährigen Triebes erkenntlich sind; ob diese Knospe nicht etwas seitlich von der Blattmediane liegt? An der Lage der Mutterknolle (*M*) ist auszumachen,

[1]) Schnitt II der Fig. 4 ist spiegelbildlich verkehrt im Vergleich zu den anderen drei Figuren

daß das Vorblatt adaxial, N_1 schräg transversal nach hinten, N_2 ihm gegenüber schräg transversal nach vorne und L_1 annähernd transversal steht.

Ein weiteres Beispiel (Fig. 5) zeigt folgende Stellungen: die Beziehung zu der rechts zu ergänzenden Mutterknolle (*M*) ergibt, daß N_1 wiederum schräg nach rückwärts fällt; N_2 steht hier aber nicht distich gegenüber, sondern ist um ungefähr 20° abgelenkt, und kommt fast median nach vorne zu stehen (III). Auch hier ist wieder ein Unterschied in der Lage der Achselknospe A_1, die genau median vorne steht und der Mitte ihres Tragblattes

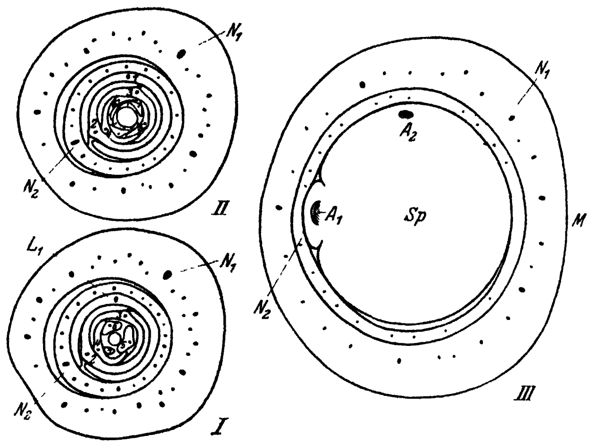


Fig. 5. Querschnitte durch einen Erneuerungstrieb von *Gloriosa simplex*. Beschriftung wie in Fig. 4.

N_2, dessen weiter oben stark hervortretender Mittelnerv beträchtlich von der Mediane entfernt ist (II). Mißt man die sich anschließende Blattstellung nach dem langen Wege, so ergibt sich zwischen N_2 und L_1 eine Divergenz von ungefähr 120°! L_1 ist also N_2 genähert. Darauf folgen die Werte:

1 : 2 = 180° + 61° (!)	7 : 8 = 180° + 27°
2 : 3 = 139° (!)	8 : 9 = 180° + 62°
3 : 4 = 180° + 37°	9 : 10 = 180° + 28°
4 : 5 = 180° + 51°	10 : 11 = 180° + 50
5 : 6 = 180° + 46°	11 : 12 = 180° + 52°
6 : 7 = 180° + 49°	

Die Divergenzen schwanken nicht nur in beträchtlichem Maße hin und her, sondern zu Beginn der Stellung herrschen noch besondere Unregelmäßigkeiten, die der Theorie der Scheiteltorsion Schwierigkeiten machen. Man beachte ferner die kreisrunde Querschnitts-

form des *VP* in I, ein Ausdruck für die nunmehr erreichte radiäre Symmetrie der Sproßachse.

Der sehr junge Trieb der Fig. 6 I erlaubte die Bestimmung der Mediane von N_1 nicht mehr; von N_2 ab war das aber möglich, und es fällt auf, daß N_2, L_1 und L_2 alle nach einer Seite zusammenneigen, darauf folgt leicht gedrehte Spirodistichie bis zum *VP*, der schon radiär-symmetrischen Bau angenommen hat. Im ganzen gesehen ist der distiche Grundcharakter der Blattstellung unverkennbar. Auch in II ist die Lagebeziehung zur Mutterknolle und die Mediane von N_1 unbekannt. Wie in allen bisher betrachteten Fällen stehen sich auch hier N_2 und L_1 nicht distich gegenüber; zu Beginn

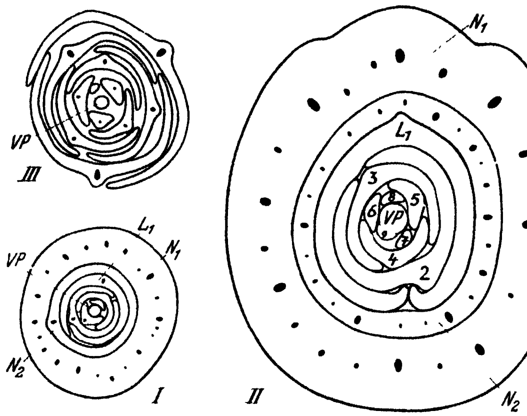


Fig. 6 Querschnitte durch die Sproßspitzen von Fortsetzungstrieben (I, II) und einer schon weiter herangewachsenen jungen Pflanze (III) von *Gloriosa simplex*

der Stellung gibt es wieder Unregelmäßigkeiten, dann erfolgt Übergang in Dispersion mit schwankenden Divergenzen:

$N_2 : L_1 = 180^\circ + 34^\circ$	$5 : 6 = 180^\circ + 69^\circ$
$L_1 : 2 = 146$	$6 : 7 = 180^\circ + 44^\circ$
$2 : 3 = 180$	$7 : 8 = 180^\circ + 27$
$3 : 4 = 180^\circ + 31^\circ$	$8 . 9 = 180^\circ + 31^\circ$
$4 : 5 = 180^\circ + 41^\circ$	

Wir wenden uns nun älteren Sproßspitzen mit zerstreuter Beblätterung zu, deren äußerste Blätter allerdings von der Triebbasis (also von L_1) nicht weit entfernt sind, so daß in den meisten Fällen die distiche Anfangsstellung noch wahrzunehmen ist. Das ist besonders deutlich an dem Sproß der Tafel I 2 zu sehen, wo die ersten 3 Blätter ziemlich genau zweizeilig stehen. Dann folgt rascher

Übergang in Dispersion mit einem Wechsel zwischen größeren und kleineren Winkelwerten bei den innersten Blättern.

$1:2 = 170°$	$8:9 = 180° + 10°$
$2:3 = 180° + 1$	$9:10 = 180° + 43$
$3:4 = 180° + 30°$	$10:11 = 180° + 10°$
$4:5 = 180° + 33°$	$11:12 = 180° + 46$
$5:6 = 180° + 64$	$12:13 = 180° + 25°$
$6:7 = 180° + 35°$	$13:14 = 180° + 46$
$7:8 = 180° + 40°$	

Ein Querschnitt durch eine andere Sproßspitze gewährt über dem *VP* (Fig. 7 I) das Bild einer Schraubenstellung mit Hervortreten von Schrägzeilen. Man könnte annehmen, daß die innersten

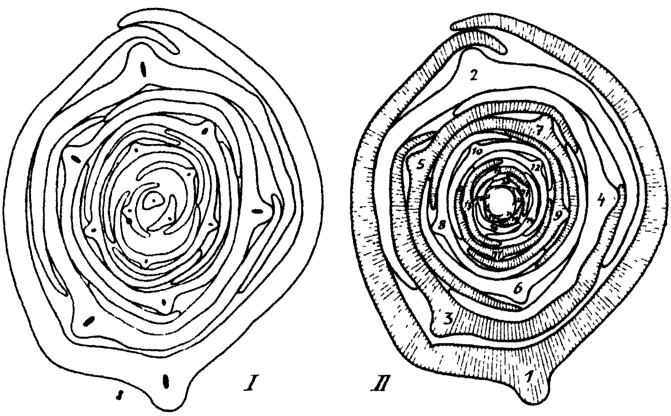


Fig 7 Querschnitte durch Sproßspitzen herangewachsener Pflanzen von *Gloriosa simplex* mit zerstreuter Beblätterung In II sind durch verschiedene Schraffierung die beiden Spirostichen hervorgehoben

Blätter je in Paaren zu zweien näher zusammengerückt wären. Es ergibt sich aber beim Studium der Gegend des *VP* (II), daß eine Paarung in lateraler Richtung nicht vorliegt. Die ersten Blätter stehen noch deutlich an getrennten Knoten, weiter innen sind die Internodien so stark gestaucht, daß ein Zusammenhalten je zweier Blätter in der Längsrichtung des Sprosses nicht zu erweisen wäre, wie auf Längsschnitten festgestellt wurde. Blatt 1 und 2 stehen einander noch gegenüber, von Blatt 3 ab beginnt die Drehung, die rasch zunimmt, so daß später die beiden gewundenen Blattzeilen erst bei verschiedener Schraffur hervortreten. Eine Übersicht über die Divergenzen weist wieder starke Sprünge in den Winkelwerten auf; außerdem wurde ein tiefer geführter Schnitt, auf dem nur die Blätter 1—14 getroffen sind, gemessen, um seine Werte mit denen

der ersten Messung vergleichen zu können. Es ergibt sich, daß die Abweichungen unerheblich sind und man Schwankungen bis zu 10° außer Acht lassen darf.

1 : 2 = 180°	13 : 14 = 180° + 40°
2 : 3 = 180° + 36°	14 : 15 = 180° + 48°
3 : 4 = 180° + 63°	15 : 16 = 180° + 30°
4 : 5 = 180° + 27°	16 : 17 = 180° + 46
5 : 6 = 180° + 55°	17 : 18 = 180° + 37°
6 : 7 = 180° + 40°	18 : 19 = 180° + 41
7 : 8 = 180° + 39°	19 : 20 = 180° + 48
8 : 9 = 180° + 35°	20 : 21 = 180° + 23
9 : 10 = 180° + 53°	21 : 22 = 180° + 52°
10 : 11 = 180° + 31°	22 : 23 = 180 + 35
11 : 12 = 180° + 40°	23 · 24 = 180 + 28
12 : 13 = 180° + 40°	

Die Divergenzen desselben Sprosses sind, nach einem tiefer geführten Schnitt gemessen, folgende:

1 : 2 = 180°	8 : 9 = 180 + 37
2 : 3 = 180° + 35°	9 : 10 = 180° + 50
3 : 4 = 180° + 62°	10 : 11 = 180° + 35
4 : 5 = 180° + 28°	11 : 12 = 180° + 39
5 : 6 = 180° + 59°	12 : 13 = 180° + 36
6 : 7 = 180° + 39°	13 : 14 = 180° + 49°
7 : 8 = 180° + 38°	

An dem Kern einer Knospe (Fig. 6 III) mit dem kreisrunden *VP* im Innern sollen noch einmal die größeren Schwankungen der Divergenzen vorgeführt werden, und zwar diesmal in Werten nach dem kurzen Weg, um mit der Limitdivergenz von 137° 30′ bzw. der 2/5-Stellung (144°) vergleichen zu können:

1 : 2 = 131°	6 : 7 = 127°
2 : 3 = 145°	7 · 8 = 150°
3 : 4 = 129°	8 9 = 120°
4 : 5 = 119°	9 · 10 = 140°
5 · 6 = 150°	10 : 11 = 148°

Der Durchschnittswert, eine rein rechnerische Größe, beträgt hier 135,9°, ist also nicht weit von der Limitdivergenz entfernt. Die schraubigen Monokotylen-Stellungen sind sicher nicht, wie HIRMER will, prinzipiell von den Schraubenstellungen der Dikotylen verschieden; denn es gibt auch bei ihnen Stellungen mit verhältnismäßig konstantem Winkelwert, die außerdem Limitstellungen gleichkommen (z. B. *Stratiotes*).

Ein weiteres Beispiel, bei dem 5 gewundene Zeilen (Parastichen) hervortreten, läßt ebenfalls die Entstehung dieser Stellung aus ursprünglicher Distichie erkennen. Es sei noch erwähnt, daß ab und zu die Ränder älterer Blätter von denen jüngerer gedeckt werden, was hier mit dem pleuroplasten Wachstum

der Blattspreiten und einem zufälligen Vorbeigleiten der Spreiten aneinander im Knospenverband im Zusammenhang steht. Die Divergenzen sind folgende (es wurde nur das Innere der Knospe berücksichtigt):

11 : 12 = 180° + 44°	19 : 20 = 180° + 38°
12 : 13 = 180° + 28°	20 . 21 = 180° + 36°
13 : 14 = 180° + 63°	21 . 22 = 180° + 35°
14 : 15 = 180° + 38°	22 : 23 = 180° + 51°
15 : 16 = 180° + 30°	23 24 = 180° + 34°
16 : 17 = 180° + 44°	24 : 25 = 180° + 39°
17 : 18 = 180° + 39°	25 : 26 = 180° + 28°
18 : 19 = 180° + 40°	

In welcher Beziehung steht nun die bei *Gloriosa* vorkommende scheinbare Dekussation zu den eben beschriebenen zerstreuten Stel-

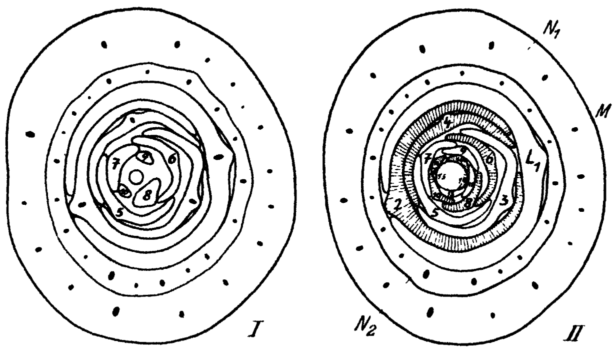


Fig. 8 Querschnitte durch eine Knospe eines Erneuerungstriebes von *Gloriosa simplex* mit Herausbildung dekussierter Wirtel im Inneren. Die beiden gedrehten Blattzeilen durch Schraffierung kenntlich gemacht

lungen? Es sind im folgenden die Fälle zu beschreiben, bei denen eine mehr oder minder vollständige Paarung aus Distichie über eine zerstreute Phase herausgebildet wird. Die Querschnitte der Fig. 8 sind so orientiert, daß die Mutterknolle (*M*) rechts zu denken ist. Die Mediane von N_1 konnte nicht ermittelt werden, scheint aber schräg transversal zu liegen. Sicher trifft das zu für die Mediane von N_2. L_1 ist diesem gegenüber wieder um einen erheblichen Betrag gedreht und kommt fast median nach rückwärts zu liegen. Blatt 2 ist L_1 genähert, mit 15° Abweichung von der Distichieebene. Dann folgt „rasche" Drehung und bald darauf eine Blattpaarung derart, daß der Drehungswinkel zwischen den Paaren viel größer ist als zwischen den beiden Blättern eines Paares wie die Tabelle zeigt:

L_1 : 2 = 165°	3 : 4 = 180° + 62°
2 : 3 = 180° + 52°	4 : 5 = 180° + 30°

5 : 6 = 180° + 37°	11 : 12 = 180° + 25°
6 : 7 = 180° + 50°	12 : 13 = 180° + 53°
7 : 8 = 180° + 22°	13 : 14 = 180° + 21°
8 : 9 = 180° + 54°	14 : 15 = 180° + 65°
9 : 10 = 180° + 22°	15 : 16 = 180° + 24°
10 : 11 = 180° + 44°	

Es heben sich also die Paare (5,6) (7,8) (9,10) (11,12) (13,14) (15,16) heraus. Da beim Auswachsen des Sprosses die Internodien zwischen den Paaren sich verlängern, dagegen diejenigen zwischen den Blättern eines Pares völlig verkürzt bleiben, entsteht von weitem der Eindruck einer wirtelig dekussierten Stellung (siehe besonders Fig. 8 I). Die Blätter einer Paarungseinheit stehen einander aber nicht distich gegenüber, sondern weisen eine durchschnittliche Drehung von 25° über 180° hinaus auf. Dadurch neigen die Blätter eines Paares nach einer Seite hin zusammen. Auch ist der Drehungswinkel zwischen den Blattpaaren (ungefähr 55°) zu gering, um präzise Dekussation zu ermöglichen. Man muß aber, um die doch auffällig an Dekussation erinnernde Stellung ganz zu verstehen, die beiden Winkelwerte addieren, die bei einer Messung nach dem langen Wege 180° überschreiten (s. Tabelle): vom Paar (5,6) an beginnend, sind also zu addieren 37° + 50° = 87°; 22° + 54° = 76°; 22° + 44° = 66°; 25° + 53° = 78°; 21° + 65° = 86°. Man kommt so zu Beträgen, die nur wenig von dem bei reiner Dekussation erforderlichen Drehungswinkel von 90° abweichen. Die ersten Blätter jedes Paares (5, 7, 9, 11 usw.) liegen auf einer Schraubenlinie, die einer der gedrehten Blattzeilen entspricht.

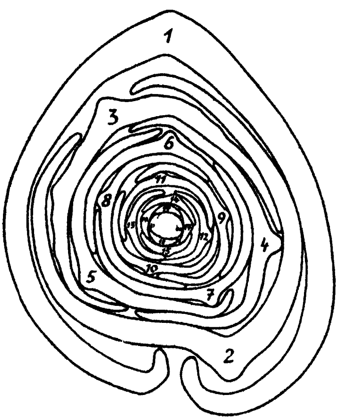


Fig. 9. Querschnitt durch die Sproßspitze einer älteren Pflanze von *Gloriosa simplex* mit Bildung von Wirtelpaaren im Inneren der Knospe.

Eine ältere Sproßspitze (Fig. 9 u. Taf. I 3) ergab eine besonders ausgeprägte Dekussation, wiederum hervorgehend aus Anfangsdistichie über einen zunächst zerstreuten Bereich. Besonders die Region des *VP*, der entsprechend der radiären Sproßsymmetrie kreisrunden Umriß besitzt, vermittelt ein Bild der gekreuzten

Wirtelstellung. Ein leichtes Konvergieren der beiden Blätter eines Wirtels nach einer Seite ist zu bemerken; es sei auch mitgeteilt, daß es oft außerordentlich schwierig ist, an den jüngsten Blattpaaren zu entscheiden, welches Blatt des Paares das ältere ist, so weit geht bereits die Nachahmung echter Dekussation. Anschließend sei wieder die Tabelle der Divergenzen gegeben, wozu man besonders Fig. 9 vergleiche:

1 : 2 = 180° + 26
2 : 3 = 180° + 2
3 : 4 = 180° + 54
4 : 5 = 180° + 44
5 : 6 = 180° + 56
6 : 7 = 180° + 32
7 : 8 = 180° + 37
8 : 9 = 180° + 33

9 : 10 = 180° + 60
10 : 11 = 180° + 25

11 : 12 = 180° + 70
12 : 13 = 180° + 15

13 : 14 = 180° + 77
14 : 15 = 180° + 14

15 : 16 = 180° + 66
16 : 17 = 180° + 23

17 : 18 = 180° + 71
18 : 19 = 180° + 19

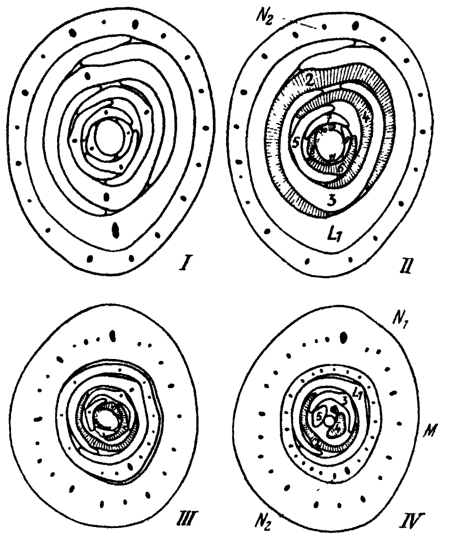


Fig. 10. Querschnitte durch die Knospen von Erneuerungstrieben von *Gloriosa simplex* mit sehr rascher Erreichung der dekussierten Wirtelbildung. Durch Schraffierung sind die beiden Sproßstücken voneinander abgehoben.

Die Paarung setzt ziemlich unvermittelt ein, als erstes Paar hebt sich heraus (8,9), dann folgen (10,11) (12,13) (14,15) (16,17) (18,19) (20,21). Der Drehungswinkel zwischen den Blättern eines Paares ist hier geringer als im vorigen Beispiel (= durchschnittlich 20°), derjenige zwischen den Blattpaaren dafür größer (ungefähr 70°). Durch Addition beider Werte erhält man wieder die Gesamtdrehung, von Blatt 8 ab: 33° + 60° = 93°; 25° + 70° = 95°; 15° + 77° = 92°; 14° + 66° = 80°; 23° + 71° = 94°.

Bei *Gloriosa* variiert die Blattstellung ziemlich stark. Die dekussierte Wirtelstellung kann nämlich noch „rascher" aus anfänglicher Distichie erreicht werden als in den bisher geschilderten Fällen. Auf dem Querschnitt Fig. 10 I ist im Zentrum die kreuzgegenständige Wirtelbildung unschwer zu erkennen. Die Mediane des Niederblattes N_2 (II) war nicht mehr zu ermitteln. Von L_1 —L.

herrscht annähernd Distichie. Darauf folgt unmittelbar, also nicht über eine zerstreute Zwischenzone, der Abschnitt der Paarung mit den oben schon beschriebenen Kennzeichen. Die Tabelle der Divergenzen lautet:

$L_1 : 2 = 163°$	$6 : 7 = 180° + 14$
$2 : 3 = 180° + 24°$	$7 : 8 = 180° + 65°$
$3 : 4 = 180° + 54°$	$8 : 9 = 180° + 21°$
$4 : 5 = 180° + 27°$	$9 : 10 = 180° + 69°$
$5 : 6 = 180° + 75°$	$10 : 11 = 180° + 29°$

Einen weiteren derartigen Fall stellt Fig. 10 III u. IV dar. Die Mutterknolle ist rechts gelegen, N_1 steht fast transversal, ebenso N_2 schräg transversal nach rückwärts, während L_1 wieder beträchtlich aus der Ebene der Niederblätter abweicht. Die Blätter 1—3 stehen distich zueinander, dann setzt unvermittelt mit Blatt 4 eine täuschend genaue dekussierte Wirtelbildung ein. Der *VP* in IV ist im Querschnitt vollkommen kreisrund. Die Divergenzen sind folgende.

$L_1 : 2 = 180° + 17°$	$5 : 6 = 180 + 86°$
$2 . 3 = 171°$	$6 : 7 = 180° + 21°$
$3 : 4 = 180° + 101$	$7 \cdot 8 = 180° + 61°$
$4 : 5 = 180° + 1$	$8 \cdot 9 = 180 + 13$

Zusammenfassend wäre von den verschiedenen Blattstellungsarten bei *Gloriosa* zu sagen, daß sie ontogenetisch aus Distichie sich herleiten. Die Bildung dekussiert stehender Blattpaare erfolgt sowohl aus einer dispergierten als auch aus der distichen Phase direkt heraus; in ihr kommt ein allmählich bzw. plötzlich eintretender Wechsel der lateralen und longitudinalen Symmetrie der Sproßachse sichtbar zum Ausdruck.

2. *Dioscorea*

In der monographischen Darstellung der *Dioscoreaceae* von KNUTH (42) heißt es unter „Character familiae": „folia alterna vel opposita (S. 3). Weiterhin ist die Blattstellung folgendermaßen charakterisiert (S. 19): „Die Blattstellung ist meist eine wechselständige. Dagegen umfassen die außerordentlich artenreiche *Dioscorea*-Sektion *Enantiophyllum*, sowie auch die Sektionen *Asterotricha* und *Syntepaleia* meist Arten mit pseudo-gegenständiger Blattstellung (Sperrung von mir!) . sehr häufig treten indes sowohl bei quirligen als bei gegenständigen Arten auch einzelne wechselständige Blätter auf."

Untersucht wurde hauptsächlich *Dioscorea macroura* Harms, von der es heißt: „folia opposita (S. 87)". HARMS (29, S. 134) berichtete von der Blattstellung: „Die Blätter sind fast immer gegen-

ständig, und es ist nicht richtig, wenn BAKER (Fl. Trop. Afr. VII. 416, 1898) sie als abwechselnd („alternate") bezeichnet, nur hin und wieder findet man abwechselnd gestellte Blätter". Außerdem wurden Keimpflanzen von *Dioscorea villosa* L. herangezogen, einer Pflanze, die sowohl zerstreut als wirtelig (mit 2—5 Blättern im Wirtel) beblättert sein kann, um auch hier wieder die primäre Keimpflanzenstellung zu ermitteln.

Dioscorea macroura: Wenn wir ausgehen von Längsschnitten sowohl durch Sproßspitzen des Hauptsprosses (Taf. I 4) als auch der Seitensprosse (Taf. I 5 u. 6), so fällt die außerordentliche Übereinstimmung in der Entwicklungshöhe der beiden Blätter eines Wirtels auf. Man glaubt eine vollkommen echt dekussierte Pflanze vor sich zu haben[1]). Dieser Eindruck wird durch den Verlauf der Leitbündel in den Blättern wie in der Sproßachse nur noch unterstrichen (siehe bes Taf I 4). Verhältnisse, deren Entwirrung sich bereits NAGELI (53) und FALKENBERG (23) vorgenommen hatten. An den Achselsprossen allerdings sind Unterschiede in der Länge der Blätter des äußersten Wirtels zu bemerken, was indes mit den Raumverhältnissen in der Blattachsel in Zusammenhang stehen dürfte: denn die jüngsten Blattpaare am Vegetationspunkt stehen anscheinend auf gleicher Entwicklungsstufe. Ein Sproßquerschnitt (Taf. I 8) lehrt, daß auch auf älterem Stadium die Blätter ihre Ansatzstelle nicht verbreitern, also nicht um den Stengel herumgreifen, es kommt nicht einmal zu einer gegenseitigen Berührung.

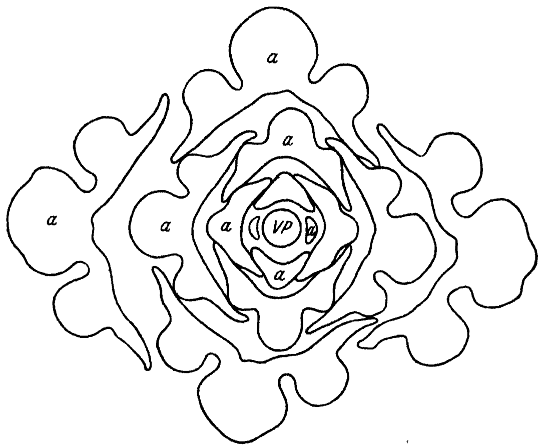


Fig 11. Querschnitt durch die Endknospe eines Hauptsprosses von *Dioscorea macroura*. Mit *a* sind die nach derselben Methode ermittelten älteren Blätter jedes Wirtels bezeichnet

[1]) Schon DE CANDOLLE (13, Bd. 1, S 284) hat *Dioscorea* als Beispiel für das Vorkommen „scheinbar gegenüberstehender" (dekussierter) Blattwirtel bei den Monokotylen erwähnt.

Es ist nun die Frage, ob auf Querschnitten irgendwelche geringen Unterschiede in der Entstehungsfolge der Blätter eines Wirtels zu erkennen sind. Dabei muß man sich von vornherein darüber klar sein, daß die Schnitte, vor allem im Bereich des Vegetationskegels, genau senkrecht zur Längsrichtung der Sproßachse geführt sein müssen. Man hat aber nicht immer die Gewähr dafür, daß diese Forderung ganz erfüllt ist. In günstigen Fällen glaubt man tatsächlich geringe Unterschiede im Entwicklungsgrade der Blätter eines Paares beobachten zu können (Taf. I 7). Der *VP*, der über den jüngsten Blattanlagen kreisrunde Form besitzt, gliedert von dem innersten Wirtel nach rechts eben das jüngste Blatt aus, während der linke Partner schon vom *VP* abgerückt ist und etwas tiefer entspringt. Die Überprüfung aller folgenden Blattpaare ergibt, daß die ersten Blätter jedes Wirtels (1, 3, 5, 7 usw.) einer Schraubenlinie folgen. Mißt man nach der gleichen Methode den Querschnitt der Fig. 11, so erhält man für die innersten 4 oder 5 Blattpaare ebenfalls spiralige Folge der älteren Blätter (*a*) jedes Wirtels, von da ab folgen die Blätter, die man nach allen Anzeichen als die älteren ansprechen würde, jedoch einer Zickzacklinie. Es ist anzunehmen, daß dieser Eindruck durch eine leichte Biegung des Sprosses hervorgerufen wird.

Wir müssen nun versuchen, an Achselsprossen die Blattfolge zu bestimmen, wobei, wie die Längsschnitte der Taf. I 5 u. 6 lehren, die Schnittrichtung präzis eingehalten werden muß, was aber vielfach große Schwierigkeiten bereitet. Es hat sich auch gezeigt, daß jüngste Knospen noch am ehesten die Entstehungsfolge der Blätter erkennen lassen (Fig. 12 III). Die ersten beiden Blätter (Vorblätter) stehen transversal und konvergieren nach der Abstammungsachse zu (*Hp*). Das folgende Blattpaar (3,4) ist direkt um etwa 90° gegen das vorhergehende gedreht. Im Gegensatz zu den regelmäßigen Verhältnissen der frei sich entwickelnden Endknospen (Taf. I 7), neigen hier die Blätter der Paare nach einer Seite zusammen, stehen einander also nicht genau distich gegenüber. Ältere Achselknospen, die schon aus der Enge des Blattgrundes hervorgetreten sind (Fig. 12 I u. II), besitzen einen viel ausgeglicheneren Bau und wieder annähernd vollkommene Dekussation. Es war hier nicht möglich, von den innersten Wirteln in II abgesehen, über das Alter der Blätter zu entscheiden.

Dioscorea macroura eignet sich ebenso wie dekussierte Exemplare von *Gloriosa* auch dazu, die von HIRMER mit Nachdruck und mehrmals ausgesprochene Ansicht über den Bau des *VP* bei Dekussation zu widerlegen. Dekussierte Pflanzen sollen sich nach ihm durch einen auf dem Querschnitt typisch elliptischen *VP*

auszeichnen (31, S 57, S. 67, S. 79). Der eigentliche *VP*, der frei über die jüngsten Blattanlagen aufragt, ist aber an unseren Beispielen, wie sicher allgemein, eine gleichmäßig gebaute Kuppe mit kreisrunder Querschnittsform (siehe bei *Gloriosa* Fig. 8 I; Fig. 10 IV; Taf I 3; bei *Dioscorea* Fig. 11). Die regelmäßigen Wirtelstellungen sind ja ohnehin Musterbeispiele für radiäre Symmetrie, die im Falle der zweigliedrigen Wirtel nach 4 Richtungen in der Blattbildung zur Auswirkung kommt. Man darf sich nicht täuschen lassen durch die elliptische Querschnittsform des Sprosses im Bereich des jüngsten Blattwirtels (siehe z. B Fig. 12 II und Taf. I 9), weil dieses Bild eben durch die bevorstehende Ausgliederung der Blätter zustande kommt. Unmittelbar darüber tritt schon der kreisrunde *VP* in Erscheinung, wie aus Taf. I 7 und Fig 12 I zu ersehen ist

Außer dem eigentlichen Achselsproß werden bei *Dioscorea macroura* noch 1—2 serial-absteigende Beisprosse gebildet (vgl. die

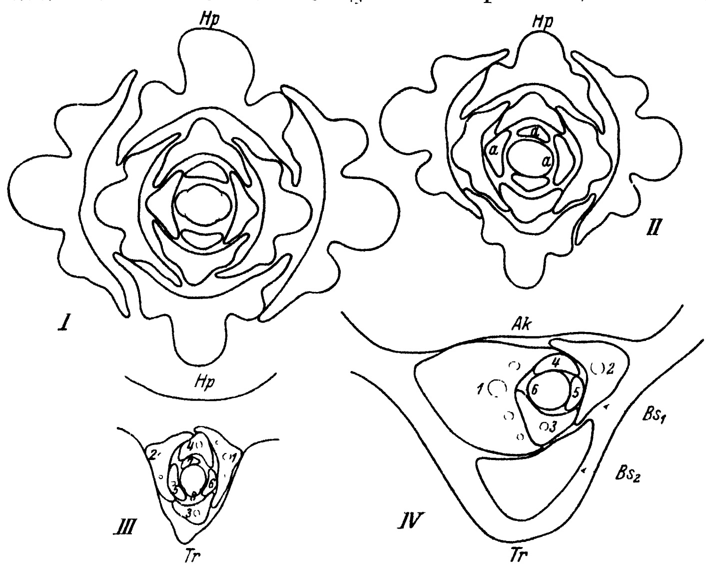


Fig 12. Querschnitte durch die Sproßspitzen von Achselknospen (I—III) und deren Beisprossen (IV Bs_1, Bs_2) von *Dioscorea macroura* Die Altersfolge der Blätter ist mit Ziffern bzw die älteren Blätter jedes Wirtels sind mit *a* bezeichnet. *Ak* Achselknospe

Längsschnitte Taf I 5 u. 6). Die Blattfolge an diesen Beisprossen kann offenbar eindeutig ermittelt werden (Fig. 12 IV). Es ergibt sich, daß die älteren Blätter jedes Paares eine Spirale bilden. Interessant ist der Vergleich der Achselknospe von Fig. 13 I mit ihren Beisprossen Bs_1 und Bs_2 (Fig. 13 II). Während an der Achselknospe das älteste Blatt nicht sicher bestimmt werden konnte, wie auch die Entstehungsfolge der Blätter bei einigen Wirteln unsicher blieb, bestehen an den Beisprossen über die Blattfolge keine Zweifel

Die Raumverhältnisse am Grunde des Tragblattes spielen in allen Fällen insofern eine Rolle, als eine gleichmäßig freie Ent-

wicklung der Knospe verhindert wird. Dadurch wird aber der Grundcharakter der Blattstellung nicht verändert, die ausgesprochen auf gekreuzt-gegenständige Stellung hin abzielt. Liegt dieser Stellung nun auch Distichie zugrunde? Keimpflanzen dieser Art hatte ich nicht zur Verfügung, die Seitensprosse setzen auch sofort mit der Dekussation ein. Man kann gelegentlich zerstreut beblätterte Triebe finden, die ganz deutlich distich beginnen und über Spirodistichie zu Dispersion gelangen (Fig. 13 III). Die Ablösung disticher oder dispergierter Stellungen durch dekussierte konnte indes an ein- und demselben Sproß noch nicht beobachtet werden.

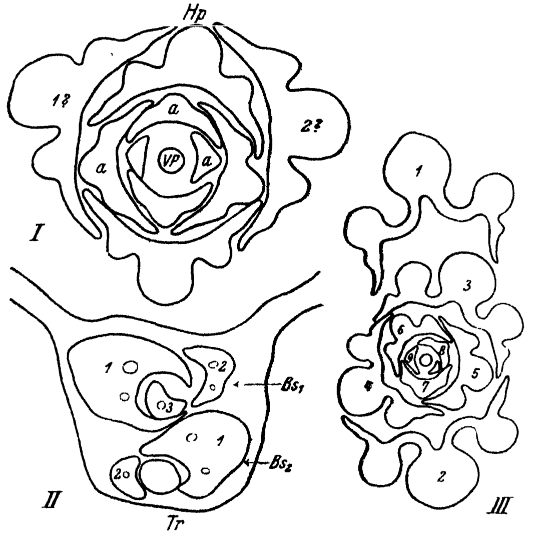


Fig. 13. Querschnitt durch eine Achselknospe von *Dioscorea macroura* mit ihren Beisprossen Bs_1 und Bs_2 (I u. II) sowie durch die Endknospe eines zerstreut beblätterten Triebes (III). Beschriftung wie in Fig. 12.

Dioscorea villosa: Bei dieser Art wurden Keimpflanzen studiert und dabei einige Variationen beobachtet. Die Keimung erfolgt hypogäisch, der Kotyledo (*Co*) bleibt in dem geflügelten Samen stecken, nur sein basaler Stielabschnitt verlängert sich und dadurch gelangt die Sproßknospe nach außen (Fig. 14 I). Frühzeitig wird das Hypokotyl (*Hy*) verdickt und später in die knollige Anschwellung auch epikotyle Sproßteile mit einbezogen (Fig. 14 II). Im ersten Jahre wird im allgemeinen nur 1 Blatt gebildet (B_1), das einen langen Stiel besitzt. Zwischen Kotyledo und B_1 befindet sich die Sproßknospe *K* (Fig. 14 I u. II). Ein Längsschnitt durch die in Fig. 14 I dargestellte Keimpflanze, geführt in Richtung der Mediane des Kotyledos, zeigt, daß die Sproßknospe umhüllt wird von einem Schuppenblatt B_2, das B_1 gegenübersteht (Taf. II 1). Im Zentrum ist der offenbar in der Ausbildung eines weiteren Blattes stehende *VP* zu erkennen und rechts von ihm stark meristematisches Gewebe in der Achsel des Schuppenblattes B_2. Die 3 Blatt-

organe: Kotyledo, 1. Blatt (Laubblatt) und 2. Blatt (Schuppenblatt) stehen zweizeilig, wie schon der Längsschnitt, noch mehr aber der Querschnitt (Fig. 15 I) offenbart. Ein Querschnitt durch die Partie der Sproßspitze der älteren, in Fig. 14 II wiedergegebenen Keimpflanze ergibt, daß innerhalb der Hülle des Schuppenblattes B_2 be-

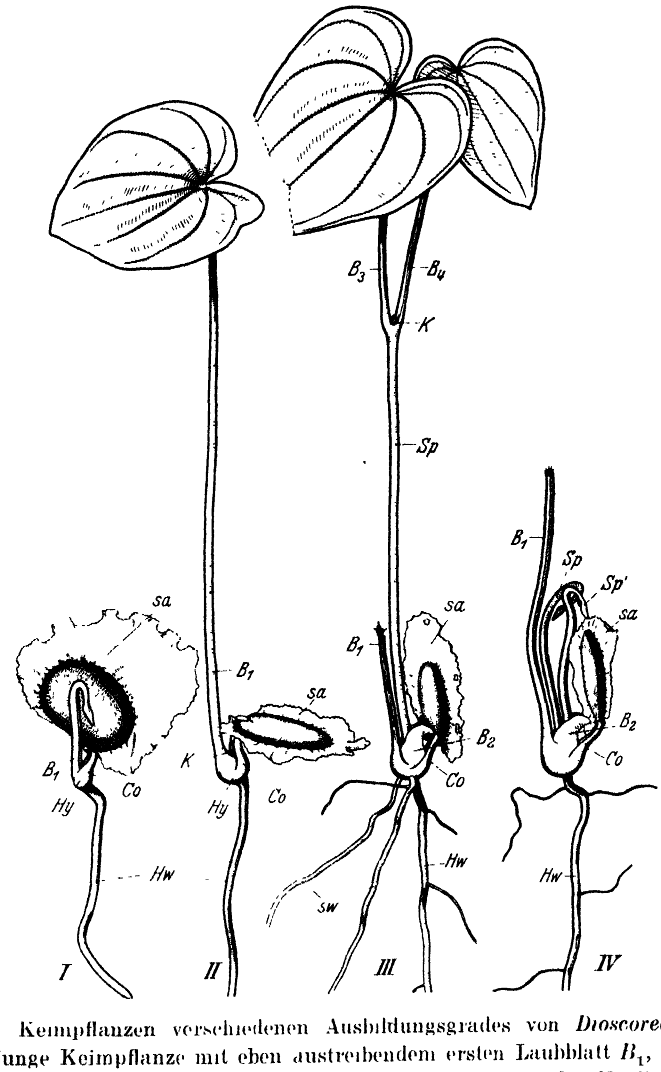


Fig 14 Keimpflanzen verschiedenen Ausbildungsgrades von *Dioscorea villosa* I ganz junge Keimpflanze mit eben austreibendem ersten Laubblatt B_1, II Keimpflanze nach Ausbildung des Laubblattes B_1 und mit beginnender Knollenbildung. III u. IV Keimpflanzen, bei denen nach Verletzung des Blattes B_1 weitere Sproßabschnitte ausgetrieben haben. *Hw* Hauptwurzel, *sw* sproßbürtige Wurzeln. ***Hy*** Hypokotyl, *Co* Cotyledo, *Sa* Same, B_1, B_2 usw. Blattorgane der Keimpflanze nach ihrer Entstehungsfolge, *K* endständige Sproßknospe, *Sp'* Achselsproß von B_2

reits ein weiteres Laubblatt B_3 angelegt wurde (Fig. 15 II), das nach unten zu unmerklich in den tragenden Sproßabschnitt übergeht (Fig. 15 III). Außerdem ist in der Achsel des Schuppenblattes B_2 ein Seitensproß entstanden (Sp'), der von einem transversalen Vorblatt V' eingeleitet wird (Fig. 15 III). Vor diesem Seitensproß liegt in der Achsel von B_2 noch ein auf der Fig. nicht getroffener,

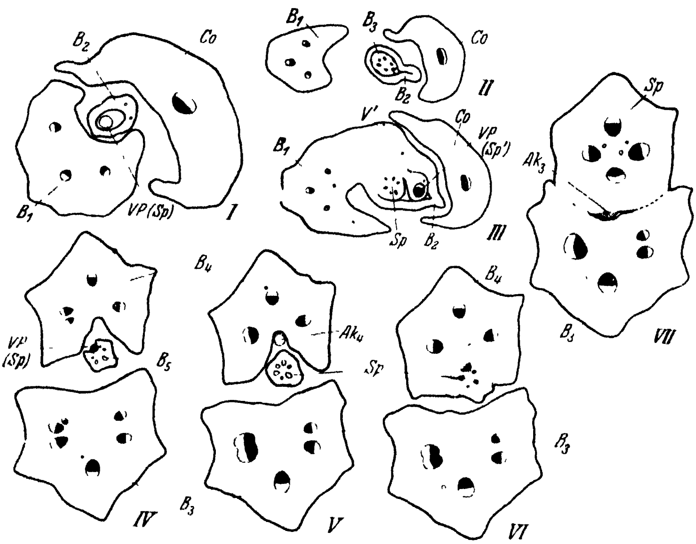


Fig 15 Querschnitte durch verschiedene Regionen der in Fig 14 abgebildeten Keimpflanzen von *Dioscorea villosa*. I Querschnitt durch den Bereich des *VP* der jungen Keimpflanze der Fig 14 I. II—III Querschnitte durch die Keimpflanze der Fig 14 II. IV–VII Querschnittserie durch die Endknospe *K* der Fig. 14 III Beschriftung wie Fig 14, außerdem bedeuten V' Vorblatt des Achselsprosses Sp' Ak_3 und Ak_4 Achselprodukte der Blatter B_3 und B_4

sehr junger Beisproß. Distichie ist damit als Ausgangsstellung dieser Pflanze erwiesen.

In Fig. 14 III u. IV sind Keimpflanzen gezeichnet, die durch Verletzung des ersten Blattes B_1 gezwungen waren, schon im ersten Jahre weiter auszutreiben. Bei der in III dargestellten Keimpflanze ist der Hauptsproß (*Sp* der Fig. 15 III) ausgewachsen und hat 2 am Ende des Sprosses dicht übereinanderstehende Blätter (B_3 und B_4) hervorgebracht, zwischen denen eine Endknospe *K* eingeschlossen liegt. An einem Querschnitt durch sie (Fig. 15 IV—VII) erkennt man die Blattstiele von B_3 und B_4 in disticher Stellung und ganz innen ein weiteres Blatt B_5, das gegenüber B_4 gedreht ist. B_5 steht terminal auf dem Ende des Sprosses, dessen *VP* seitlich am Grunde des Blattes in Form eines meristematischen Höckers zu er-

kennen ist (IV). In V, etwas tiefer geschnitten, trifft man bereits den Sproß sowie eine Achselknospe von B_4 an (Ak_4), die eine regelmäßige, meristematische Kuppe darstellt. Weiter unten (VI) verschmilzt der Blattstiel von B_4 mit dem Sproß, der nach Einbeziehung der Blattbündel allein noch hervortritt (VII). Außerdem ist jetzt der Knoten von B_3 erreicht, in dessen Achsel ebenfalls eine Seitensproßanlage Ak_3 angetroffen wird. Ein Querschnitt durch die Knolle der Keimpflanze von Fig. 14 III zeigt wiederum die distiche Stellung der ersten drei Blattorgane sowie den weit entwickelten Hauptsproß *Sp* (Fig. 16 I u. II). Daneben ist bereits eine Reihe von Achselsprossen 1., 2. u. 3. Grades in wickeliger Folge angelegt,

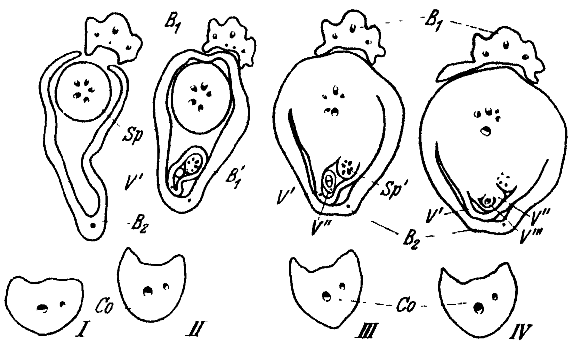


Fig. 16. Querschnittfolge durch den oberen Knollenabschnitt der Keimpflanze aus Fig. 14 III. Beschriftung wie Fig. 14, außerdem bedeuten V', V'', V''' Vorblätter der wickeligen Sproßfolge aus der Achsel des Schuppenblattes B_2.

mit denen die Knollen eine reiche Verzweigungsmöglichkeit besitzen. Die jeweiligen Vorblätter liegen transversal (Fig. 16 II—IV).

Die Pflanze der Fig. 14 IV ist dabei, sowohl den eigentlichen Hauptsproß *Sp* wie auch den Achselsproß *Sp'* des Schuppenblattes B_2 zu entwickeln. Man würde dem äußeren Anschein nach zunächst denken, daß hier weitere zweizeilig stehende Blätter austreiben, deren Spreiten noch sehr klein und unentfaltet sind. Der Querschnitt durch die Knolle zeigt aber sofort, daß es sich um Sprosse handelt (Fig. 17 I u. II). Auch hier sind weitere Achselknospen bereits angelegt; dazu kommen noch meristematische Zonen (wahrscheinlich Beisproß-Anlagen) in der Achsel von V' (IV *Bs*) und in der des Schuppenblattes B_2 (V). Die Spitzenregion der Sprosse *Sp* und *Sp'* entspricht derjenigen der vorhin geschilderten Keimpflanze der Fig. 14 III. Man erkennt auf dem Querschnitt die Stiele zweier wirtelig genäherter, distich stehender Blätter, zwischen denen ein

kuppenförmiger auf dem Querschnitt vollkommen kreisrunder *VP* steckt (Fig. 17 VI).

Auffallend ist also die Tatsache, daß schon auf den jungen Stadien der Keimpflanzen Blätter wirtelig beisammen stehen. Ähnliches hat QUEVA (57) auch von Keimpflanzen anderer *Dioscorea*-Arten mitgeteilt, z. B. von ***D. repanda*** (seine Tafel XIV, Fig. 16—18), bei der „der Sproß der erwachsenen Pflanze regelmäßig zweizählige Wirtel besitzt, während die Blätter der Keimpflanze nach ½ stehen (S 125)“ Derselbe Autor hat eine ältere Keimpflanze von ***Tamus communis*** abgebildet, an der 6 Blätter zur Entwicklung gelangt sind. Blatt 1 und 2 sitzen beieinander, dann folgt ein längeres Internodium, beendet durch ein Schuppenblatt; darüber kommt wieder ein längeres Internodium Die Blätter 4 und 5 sitzen fast auf gleicher Höhe, dann folgt ein langes Internodium, das Blatt 6 trägt, welches genau in der Verlängerung des Sprosses, also anscheinend terminal steht

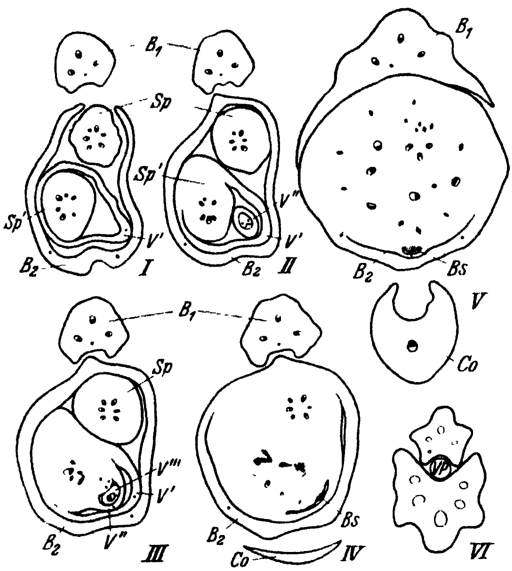


Fig 17. I—V Querschnitte durch die obere Knollenhälfte der Keimpflanze aus Fig 14 IV Bez wie Fig 14 und 16 *Bs* Beisprosse in der Achsel von *V'* und von B_2 VI Querschnitt durch die Spitzenregion des Sprosses *Sp'* der Fig 14 IV, zwischen distich und wirtelig gepaarten Blättern den kreisrunden *VP* zeigend

Die ganze Reihe unserer Keimpflanzen erklärt sich also aus einer verschieden weit gediehenen Entfaltung der in der Anlage schon vorhandenen Organisation. Es ist damit erwiesen, daß Distichie bei *D. villosa* und manchen anderen Arten (nach QUEVA z. B. bei *D. sinuata, altissima, repanda*), höchstwahrscheinlich bei allen, die Ausgangsstellung ist. Auf welche Art und Weise der Übergang zur Bildung zweizähliger Wirtel erfolgt, ist anscheinend noch nicht beobachtet worden. Da meine Keimpflanzen erst einen Sommer alt sind, kann ich auch keine Angaben darüber machen. Die älteren Knollen treiben jedenfalls sicher mit einigen ihrer zahlreichen Achsel- und Beisprosse aus und es ist anzunehmen, daß an dem Grunde der mehr und mehr erstarkenden Triebe späterhin noch Stellungen disticher Natur angetroffen werden. Besonders

interessant wäre die Kenntnis der Keimungsgeschichte von *Dioscorea macroura*, bei der die Sprosse fast durchweg dekussiert beblättert sind, im Gegensatz zu *D. villosa* und *caucasica*, bei denen zerstreute und wirtelige Stellungen gleich häufig angetroffen werden.

3. *Najas*

Erstmals eine morphologische Deutung der Sproßfolge und Blattstellung in dieser Gattung gegeben zu haben, ist ein Verdienst A. Brauns. Seine Auffassung ist eingegangen in die „Rheinische Flora" und in die „Flora des Großherzogtums Baden" von Doll und außerdem niedergelegt in einem kurzen Vortragsreferat (10) In seinen Bahnen hat dann sein Schüler Magnus eine ausgezeichnete Darstellung der Gattung gegeben (45). Die einzelnen Arten verhalten sich nicht grundsätzlich, wohl aber gradweise verschieden; einfache Verhältnisse z. B. zeigen die Pflanzen von *Najas microdon* (Taf. II 2 u. 3), die man sich untergetaucht und aufrecht in Wasser wachsend vorstellen muß. Der durchgängige Hauptsproß trägt zweizählige Blattwirtel (Taf. II 2). Wo diese Wirtel, wie besonders in Taf. II 3, dreiblättrig erscheinen, ist das erste Laubblatt eines Achselsprosses mitbeteiligt, der in der Achsel des unteren Wirtelblattes entspringt und ansonst noch verborgen ist. Bei *Najas minor* kommen fast alle diese Achselsprosse zur Entwicklung und erreichen sogar dieselbe Stärke wie der Hauptsproß, wodurch äußerlich der Eindruck einer gabeligen Verzweigung erweckt wird

Najas microdon: Wir legen eine Reihe von Querschnitten durch den Bereich der Sproßspitze einer noch wachsenden Pflanze. Unmittelbar über einem Blattwirtel geschnitten, erhält man dessen beide Blätter 1 und 2, von denen das ältere deutlich das jüngere umgreift, welches seinerseits in diesem Abschnitt stengelumfassend den Hauptsproß (*Hp*) umfaßt (Fig 18). Nur das erste Blatt des Wirtels ist fertil, bringt einen Achselsproß hervor, wie das von allen übrigen Blattwirteln ebenso gilt (siehe Schema Fig. 1 I). In der Achsel des Blattes 1 trifft man eine scheidig umhüllte männliche Blüte sowie einen vegetativen Sproß an, der sich weiterhin genau wie der Hauptsproß verhält, d. h. innerhalb seiner Blattpaare (3′, 4′) (5′, 6′) (7′, 8′) ist jeweils das ältere Blatt fertil. Wie ist nun das schräg transversal nach vorne zu gelegene Blatt 2′ aufzufassen? Damit berühren wir die Frage der Sproßfolge bei *Najas*, die wir nur streifen können.

Irmisch hat bei *Najas major* in mehr beiläufiger Bemerkung (40, S 83 Anm) die Blüte in der Blattachsel für terminal an der Mutterachse angesehen; doch widerspricht dem entschieden die Entwicklungsgeschichte der Hauptachse

GOEBEL (26, Abb. 202, S. 209) hielt die Blüte für den eigentlichen Achselsproß und das Blatt 2′ für das Deckblatt eines vegetativen Seitensprosses der Blüte, dessen erstes Blatt (3′) schräg nach rückwärts gegen die Blüte zu gelegen wäre. Das Blatt 2′ wäre demnach als transversales Vorblatt des Blütensprosses aufzufassen; diese Ansicht wurde aber nicht näher begründet. Die auf Vergleich beruhende Anschauung BRAUNS hat ausführlich MAGNUS geschildert. Verfolgt man von der Keimpflanze aus die Verzweigungsverhältnisse, so ergibt sich, daß das erste Blattpaar über dem Kotyledo keine Achselknospen enthält. Dagegen trägt das erste Blatt des zweiten Blattpaares der Keimpflanze in seiner Achsel einen Sproß; dieser Achselsproß beginnt nun mit einem Schuppenblatt (1′), dem ein Laubblatt gegenübersteht (2′). Wie alle ersten Blätter der Paare ist auch das Schuppenblatt fertil, d. h. die weiteren Verzweigungen erfolgen aus ihm, und

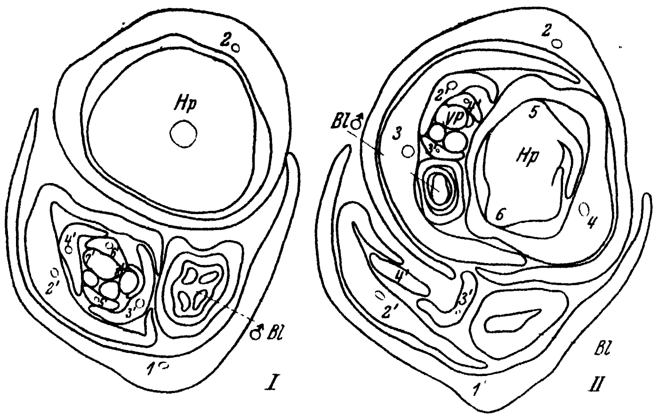


Fig. 18. Querschnitte durch aufeinanderfolgende Wirtel von *Najas microdon* von unten her gegen den *VP* zu. Die Blätter der Seitensprosse sind mit 2′, 3′, 4′ usw. bezeichnet. ♂ *Bl* männl. Blüte.

zwar beginnt der Zweig in der Achsel des Schuppenblattes wieder mit einem grundständigen Blattpaare, dessen erstes Blatt wiederum ein fertiles Schuppenblatt ist und so fort (siehe die Figuren 2 und 9, Taf. I bei MAGNUS). Vom dritten oder einem höheren Blattpaar ab fehlt aber dem Achselsproß das Schuppenblatt und an seiner Stelle findet man eine männliche oder weibliche Blüte, die BRAUN und MAGNUS auf Grund ihrer Stellung als das Achselprodukt eines nunmehr unterdrückten, aber typisch anzunehmenden Schuppenblattes auffassen. Unter dieser Annahme kann die Blattstellung von *Najas* einheitlich aufgefaßt werden, denn die Spirale der sterilen Blätter (8′, 6′, 4′ unserer Fig. 18) führt hin auf 2′, das ebenfalls steril ist, während die Spirale der fertilen Blätter 7′, 5′, 3′, hinleitet auf die Blüte als das Achselprodukt eines hier verschwundenen Blattorgans 1′. Da ich keine Möglichkeit hatte, die Keimungsgeschichte von *Najas* zu verfolgen, kann ich die Berechtigung dieser ausgesprochen topographischen Ableitung nicht bestätigen[1]), habe aber die Bezifferung der Blätter der Achselsprosse nach dieser

[1]) Merkwürdigerweise schließt sich RUTER (61, S. 199 f.) der Ansicht von MAGNUS an, ohne die Auffassung ihres Lehrers GOEBEL überhaupt zu erwähnen. Ihre Abbildungen sind falsch beschriftet, die Ziffern des Blattpaares (1,2) sind wechselseitig zu vertauschen.

Deutung ausgerichtet. Es müßte zum Beweise dieser Ansicht die Entwicklungsgeschichte der Keimpflanzen-Blattwirtel genauestens analysiert sowie nachgeforscht werden, ob in der Achsel der Schuppenblätter gelegentlich statt vegetativer Verzweigungen auch einmal Blüten angetroffen werden.

Die Blattpaare am Grunde der Achselsprosse schneiden sich unter spitzen Winkeln (Fig. 18, I u. II), während der Drehungswinkel zwischen den inneren Paaren größer wird und ungefähr 90° erreicht. Der nächste Schnitt nach oben zu (II) trifft gerade den Achselsproß des Blattpaares (3,4), der aus Blatt 3 entspringt. Weiter

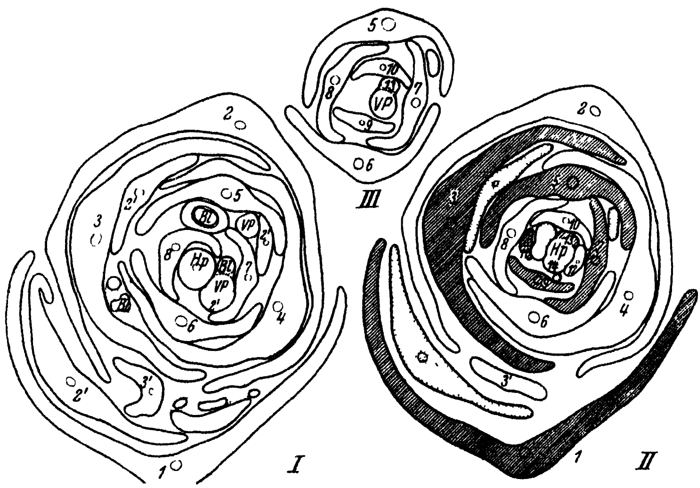


Fig. 19. Fortsetzung der Querschnittserie von Fig. 18 bis zum *VP* hin (III). *Bl* Blüte. In II sind die fertilen Blätter der Wirtel schraffiert; nähere Erläuterung im Text.

oben (Fig. 19 I) kommen die Blattpaare (5,6) und (7,8) dazu; in der Achsel des Blattes 7 ist die meristematische Masse des Achselsprosses gerade in der Ausgliederung des ersten Laubblattes (2′) und der Blüte begriffen. Dicht unter dem *VP* des Hauptsprosses erhält man auf dem Schnitt die weiteren Blattpaare (9,10) (11,12) und (13,14) (Fig. 19 II). Durch die Schraffierung sind die fertilen Blätter jedes Wirtels und durch Punktierung Teile ihrer Achselprodukte (den ersten Laubblättern 2′ zugehörig) hervorgehoben. Die Blätter innerhalb der Wirtel stehen einander nicht genau distich gegenüber, wenn auch bei dieser Art die Abweichung von 180° sehr gering ist, und die Gesamtstellung ähnelt außerordentlich regelmäßiger Dekussation. Ein Ausschnitt aus der Region des *VP* selber (Fig. 19 III) läßt erkennen, daß dieser nicht im Zentrum liegt, sondern jeweils nach der Seite des sterilen Blattes

des eben entstehenden Blattpaares hinübergeneigt ist, wie das Schumann (83, S. 178), Campbell (15, S. 9), Goebel (26, S. 210) und v. Veh (94, S. 120 ff.) schon erkannt haben. Er ist asymmetrisch und seine Konvexseite wandert entsprechend der Wirtelbildung in Schraubenlinie weiter. Das Achselprodukt des Blattes 13[1]) überragt deutlich die Anlage des Blattes 14, das auf dem Schnitt (III) gar nicht mehr getroffen wird, dagegen in II weiter unten sichtbar ist. Über dem *VP* fügen sich die Blätter nach ihrer Entwicklungshöhe und entsprechend den Raumverhältnissen ineinander.

Najas minor: Querschnitte über einem Knoten, die den Achselsproß des fertilen Blattes *I* in einer günstigen Höhe treffen, zeigen

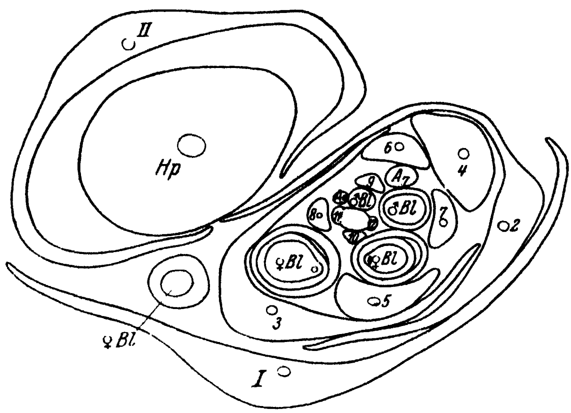


Fig. 20. Querschnitt durch einen Blattwirtel von *Najas minor* *I*, *II* Wirtelblätter des Hauptsprosses *Hp;* 2, 3, 4 Wirtelblätter des Sprosses in der Achsel von *I* ♀*Bl* weibl Blüte· ♂ *Bl* männl Blüte

ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Najas microdon* (Fig. 20) In der Achsel des älteren asymmetrischen Blattes *I* befindet sich der in Richtung der allgemeinen Schraubung der Blattpaare aus der Mediane nach rechts verschobene vegetative Achselsproß und links von ihm gelegen eine weibliche Blüte. Die Blätter *I* u. *II* des Wirtels neigen nach einer Seite zusammen. Das erste Blattorgan der Achselknospe (2) fällt schräg transversal nach vorne, die sich anschließenden Blattpaare (3,4) und (5,6) kreuzen sich unter spitzen Winkeln, die folgenden Paare (7,8) (9,10) (11,12) stehen aber fast rechtwinklig zueinander (Fig. 20). In der Achsel der fertilen Blätter 3 und 5 stehen weibliche Blüten, in der von 7 und 9 männliche Blüten und außerdem teilweise die Anlagen von ebenfalls stark

[1]) Dieser axile Vegetationspunkt, der auf Schnitt Fig 19 III mit 13 bezeichnet ist und sich eben vom Hauptsproß (*VP*) abgliedert, überragt sein hier nicht mehr getroffenes Tragblatt bedeutend

aus der Mediane verdrängten Achselsprossen (A_7, A_9). Die Verzweigung und Blattbildung ist also eine außerordentlich reiche und viel stärkere als bei *Najas microdon*. Sowohl die Tatsache, daß manchmal nur Blüten und außer ihnen keine vegetativen Seitensprosse in der Achsel fertiler Blätter entspringen als auch die beträchtliche Abweichung der vegetativen Seitensprosse von der Mediane ihres Tragblattes scheinen für die GOEBELsche Auffassung der Sproßfolge (siehe S. 32) zu sprechen. Danach wäre die Wirtelbildung der Pflanze keine durchgängige, indem das Blatt 2 als transversales Vorblatt der Blüte einzeln an dieser stünde. Im Bereich des schlanken, steil aufgerichteten *VP* (Fig. 21) ist durch die Aufeinanderfolge

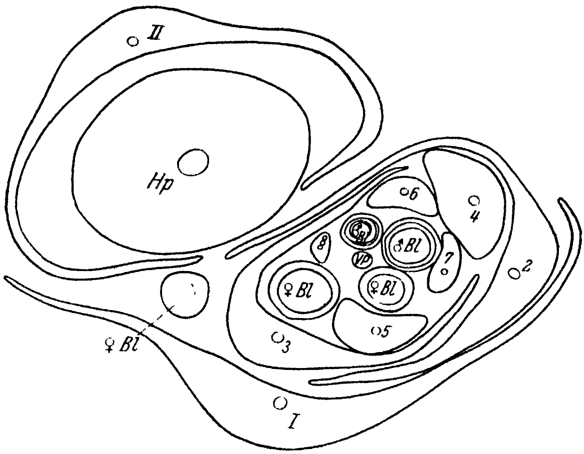


Fig. 21 Querschnitt durch den Blattwirtel der Fig. 20 von *Najas minor*, in der Höhe des *VP* geführt Bez wie Fig 20

der Blüten und ihre Altersabstufung die spiralige Folge der fertilen Blätter abgezeichnet.

Da bei *Najas minor* die vegetativen Achselsprosse fast durchweg austreiben, verzweigt sich die Pflanze außerordentlich reichlich, was auf Grund einer Querschnittreihe geschildert sei. Der eigentliche Hauptsproß *Hp* wurde unmittelbar über einem Knoten geschnitten und wird umhüllt von dem sterilen Blatt 4 des Paares (3,4), dessen fertiles Blatt 3 einen mit der Hauptachse wetteifernden Achselsproß *II* hervorgebracht hat Links von der Hauptachse ist der Achselsproß *I* des fertilen Blattes 1 des nächst unteren Blattpaares (1,2) gelegen, der sich selbst kräftig aus der Achsel seiner fertilen Blätter verzweigt[1]). Dieser Achselsproß ist wie alle folgenden prinzipiell ebenso gebaut wie derjenige der Fig. 20, nur sind die Verhältnisse hier etwas verwickelter Deshalb sei der genannte Sproß *I* stark vergrößert wiedergegeben, um eine Analyse der vielen Blatt-, Blüten- und Sproßkomplexe vorführen zu können (Taf. II 4), wie sie sich aus der Beschriftung ablesen läßt Am Hauptsproß (*Hp*) selbst sieht man weiter oben

[1]) Die vorgesehenen Mikrophotographien können nicht gebracht werden

das fertile Blatt 5 sich ausgliedern, darüber wird das Blattpaar (5,6) angelegt, wobei klar hervortritt, daß der Achselsproß von Blatt 5 an seinem Grunde an Mächtigkeit den verbleibenden Hauptsproß (*Hp*) überflügelt. Der Hauptsproß schreitet fort weitere Blattpaare in nunmehr gegen seinen *VP* zu immer dichterer Folge und damit Seitenprosse auszubilden. In spiraliger Folge, entsprechend dem Schema Fig. 1 I, umwandern die Achselsprosse *I*, *II*, *III*, *IV* usw. der fertilen Blätter 1, 3, 5, 7 usw. die Hauptachse. In dem Maße, als man sich dem *VP* der Hauptachse nähert, nehmen die Achselprodukte der fertilen Blätter an Mächtigkeit und Zahl ihrer Glieder ab. Der oberste Schnitt endlich geht durch den *VP* der Hauptachse selbst hindurch, der nur als winzige Scheibe erscheint. Das Fortschreiten der Achselsprosse entlang einer Schraubenlinie findet seinen Ausdruck auch in der Anordnung und dem Ausbildungsgrade ihrer ersten hier männlichen Blüten. Die Blüte des Sprosses *IV* enthält Pollenkörner mit einem vegetativen und 2 generativen Kernen, diejenige des nächst jüngeren Sprosses V birgt Pollenkörner mit nur 2 Kernen. Die nächste vom Sproß *VI* zeigt Pollentetraden und Vorstadien dazu, während die darauffolgende erst Pollenmutterzellen ausgebildet hat. Die beiden jüngsten Blüten sind noch sehr wenig entwickelt.

An fertigen Embryonen aus reifem Samen von *Najas minor* wurde die Blattstellung der Knospe untersucht. Meine Feststellungen an einer Reihe von Samen ergaben ein anderes Bild als es Magnus in seiner Tafel I Fig. 1 mitteilte. Auf einem Längsschnitt durch den Samen, der etwa quer zu seiner Mediane ausgeführt wurde, erkennt man den massiven Kotyledo (*Co*), die von ihm umschlossene Sproßknospe, das umfangreiche Hypokotyl (*Hy*) und den Wurzelpol (*W*). An der Plumula sind bereits 3 Blätter angelegt und im Innern hebt sich der kegelförmige *VP* deutlich ab: desgleichen ist eine Intravaginalschuppe (*sq*) mitgetroffen (Fig. 22 I). Auf Querschnitten kann man die Verhältnisse noch besser studieren (Fig. 22 II—VI). Die Sproßknospe wird von den übereinandergreifenden Scheidenflügeln des Kotyledos vollständig eingeschlossen, die Mediane des Kotyledos wird durch sein Leitbündel markiert. Von oben her kommend trifft man zunächst die Spitzen der Blätter des ersten Paares (1,2). Blatt 1 ist schon weiter entwickelt als 2 (II). Weiter unten schiebt sich zwischen das erste Blattpaar die Spitze von Blatt 3 (III). Entscheidend ist der Schnitt durch die oberste Kuppe des *VP*, die im Zellenbild durch auffallend große Zellkerne deutlich hervortritt. Der *VP* ist eben in der Anlegung des vierten Blattes begriffen, das seinem Partner Blatt 3 nicht gerade gegenübersteht, wie das ja für das erste Blattpaar ebenfalls gilt (IV). Trotzdem bereits das erste Blatt von der Distichieebene des Kotyledos beträchtlich abweicht, ist doch die sich anschließende Blattstellung eine langsam drehende Spirodistichie, so daß man sagen darf, daß der gesamten Blattstellung grundsätzlich Distichie zugrunde liegt. Auf einem tieferen Schnitt (V) treten verschiedent-

lich Intravaginalschuppen (*sq*) auf, deren größte erst weiter unten am Grunde der Knospe erreicht würden. Auch insofern kann ich die Abb. von MAGNUS nicht bestätigen, der bereits im Bereich der Blattspitzen von Blatt 1 u. 2 breite Intravaginalschuppen gezeichnet hat. Insgesamt kann man ihrer 6—7 zählen und die Stellen, an denen sie auftreten, sind in VI durch Pfeile bezeichnet. Bei *Najas flexilis* hat CAMPBELL (15, S. 33) ganz ähnliche Verhältnisse vorgefunden, nämlich außer dem Kotyledo 3 Blätter „the first two arranged almost opposite each other, the third forming a slight angle with them". Die Anlage eines weiteren vierten Blattes scheint er nicht bemerkt zu haben.

Die Blattstellung von *Najas* hat viel Verwandtes mit der von *Gloriosa*. Die Blätter der Wirtelpaare neigen leicht nach einer Seite zusammen, eine Stellung, die sie gleich bei ihrer Anlegung einnehmen. Die Blattpaare kreuzen sich unter Winkeln, die um 90° herumliegen oder wenig davon abweichen. Am Grunde der Seitensprosse und an der Keimpflanze schneiden sich die Blattpaare unter ziemlich spitzen Winkeln, die Blattstellung ist hier als Spirodistichie aufzufassen mit Andeutung der Paarung in lateraler Richtung. Beachtung verdient ferner das Auftreten des einzeln stehenden Laubblattes am Grunde der Achselsprosse der fertilen Blätter, im Gegensatz zu *Dioscorea*, wo auch die Seitensprosse 2 transversale zum Wirtel gepaarte Blätter besitzen und außerdem die Blattstellung sofort mit Dekussation einsetzt. Es trifft nicht zu, was SCHIMPER (65, S. 101) von *Najas* bemerkte: „Folia per paria opposita et superposita". Es liegt nämlich nicht, wie mehrfach angenommen wurde, eine nachträgliche Verschiebung der Blattwirtel

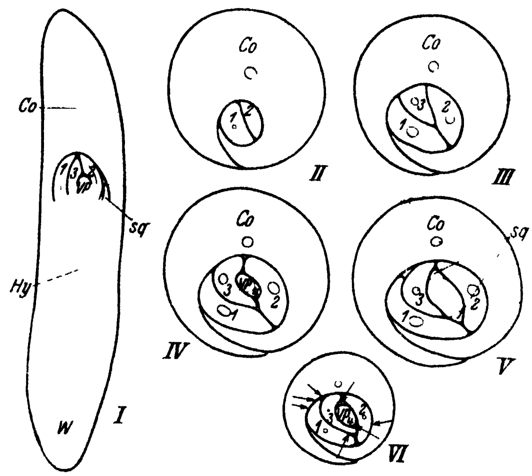


Fig. 22. I Langsschnitt durch den reifen Embryo von *Najas minor*. II—VI Querschnitte durch die Plumula eines solchen Embryos. *Co* Cotyledo. *Hy* Hypokotyl, *W* Wurzelanlage, in VI durch Pfeile angedeutet wo weiter unten, also außerhalb des Schnittes die Intravaginalschuppen entspringen (*sq*)

aus ursprünglicher Distichie vor, sondern gleich bei der Anlegung, kongenital, sind die Blattwirtel gegeneinander verschoben. Die irrige Ansicht SCHUMANNS (83), daß Kontaktverhältnisse, hervorgerufen durch die umfangreichen Achselprodukte der fertilen Blätter, die abwechselnde Wirtelbildung bedingten, hat GOEBEL wohlbegründet widerlegt. Wir können hinzufügen, daß der Vergleich mit den genau entsprechenden Stellungsverhältnissen von *Gloriosa*, welcher Gattung Achselsprosse in dem fraglichen Bereich überhaupt fehlen, ebenfalls gegen die Ansicht spricht, daß Kontaktwirkungen die Blattstellung von *Najas* verursachten. Die Paarung und Wirtelbildung, die bei *Gloriosa* und *Dioscorea* verhältnismäßig spät einsetzt bzw. überhaupt ausbleiben kann, beherrscht bei *Najas* die Pflanze von ihrem Keimstadium ab vollständig und wird dauernd beibehalten. Gleichwohl ist gerade durch die Verhältnisse am Embryo der Hinweis auf Distichie als Grundstellung gegeben

II. Stellungen vom Halophila-Typus

An Hand des Schemas Fig. 1 II, das nach dem Typus selbst *Halophila*, entworfen ist, sollen zunächst die wesentlichen Eigentümlichkeiten der hierhergehörigen Stellungen hervorgehoben werden. Die kriechenden Sproßachsen von *Halophila* besitzen dorsiventralen Bau, was sich in ihrer annähernd ellyptischen Querschnittsform sowie besonders darin äußert, daß die oberseitigen Blätter allein Achselsprosse hervorbringen. Haupt-Symmetrieebene dieser Sprosse ist die Mediane, die im Schema als senkrechte Halbierende einzutragen wäre Die Blätter sitzen zu zweien gepaart zwischen längeren Internodien und stehen einander innerhalb des Paarungswirtels distich gegenüber. Die Blattpaare liegen aber nicht in der Medianebene, sondern in spitzem Winkel seitlich von ihr und pendeln fortlaufend nach entgegengesetzten Richtungen hin und her. Die Achselprodukte der oberseitigen fertilen Blätter 2, 4, 6, 8 usw., die innerhalb der Paare immer die jüngeren sind, folgen dabei ebenso wie ihre Tragblätter einer Zickzacklinie. Daß diese Stellung von der Symmetrie der Achse bedingt werde, darauf hat TROLL (92 a, S. 991 Anm.) hingewiesen. In der speziellen Darstellung wird dieser außerordentlich wichtige Punkt im einzelnen zur Sprache kommen

GOEBEL hat noch 1928 (27, S. 291) außer der namengebenden Gattung selber kein weiteres Beispiel für seinen *Halophila*-Typus anzuführen vermocht. Es hat sich aber gezeigt, daß einige Gattungen der Monokotylen eine Blattstellung besitzen, die man zu diesem Typus rechnen muß. Diese sind geeignet, in die schwierigen Ver-

hältnisse bei *Halophila* einzuführen und sie durch vergleichende Betrachtungen verständlich zu machen. Als solche hat erstmals Troll (92a, S. 991) neben *Kniphofia* die von Bremekamp (11) beschriebene und abgebildete *Ammocharis coranica* und die Gattungen „*Ophiopogon*“ und *Haemanthus* erkannt. Zum Unterschied von *Halophila* besitzen diese Pflanzen durchweg vollständig gestauchte Achsen, so daß ihre Blätter nicht in Gestalt zweizähliger Wirtel hervortreten, sondern in rosettiger Weise beisammen stehen. Aus diesem Grunde wird man früher auch den wahren Charakter ihrer Blattstellung übersehen haben, der jedoch grundsätzlich mit dem von *Halophila* übereinstimmt. Die Blätter dieser Pflanzen sind demnach ebenso zu pendelnden Paaren gekoppelt und, da die Sproßachsen hier meist mehr bilateralen als dorsiventralen Bau zeigen, innerhalb eines Paares hinsichtlich der Achselprodukte einander gleichwertig. Wie beim *Najas*-Typus die Stellungen von *Gloriosa* und *Dioscorea* als einfachere und variablere vor der von *Najas* zu behandeln waren, so seien auch beim *Halophila*-Typus die Fälle mit durch Achsenstauchung und Rosettenbildung „versteckten“ Wirteln vorangestellt und zum Schlusse erst *Halophila* gewürdigt, bei der zu einer dorsiventralen Abwandlung der Verhältnisse noch die äußerlich sichtbare Wirtelbildung hinzukommt.

1. *Liriope Muscari*

In der älteren Literatur und auch in den Botanischen Gärten wird die nach den Nomenklaturregeln jetzt als *Liriope Muscari* (Dcne.) Bailey zu bezeichnende Pflanze meist als *Ophiopogon Jaburan* bzw. *O. muscarioides* aufgeführt. Die frühere Gattung *Ophiopogon* ist überhaupt aufgehoben worden (siehe A. Engler und K. Prantl, Die Natürl. Pflanzenfamilien, 2. Aufl., **15** a, 376 f.); ihre ehemaligen Arten sind zu den Gattungen *Liriope* und *Mondo* geschlagen worden.

Die Blattstellung unserer Pflanze hat Linsbauer untersucht mit dem Ergebnis, daß die Blätter „in der Knospe eine ausgesprochene ½-Stellung einnehmen“ (44, S. 285). Später sollen die Blätter aber zerstreut, jedenfalls nach allen Seiten hin stehen, was aber lediglich durch einseitige sichelförmige Krümmung der Blattspreiten bewirkt werde („sekundäre Radiärstellung“). Diese seitliche Krümmung erfolgt autonom, also ohne erkennbare Einwirkung von Außenfaktoren, wie durch Versuche ermittelt wurde. Goebel (26, S. 211) hat diese Deutung übernommen und die Pflanze als Beispiel dafür angesehen, daß die Natur auf verschiedenen Wegen Gleiches (hier zerstreute Stellung der Blätter) erreichen kann. Linsbauer gab Photographien einer Pflanze in Seiten- und Oberansicht bei mit Bezifferung der Blätter nach ihrer Altersfolge. Daraus läßt sich entnehmen, daß die Sichelkrümmung der Blätter einer Sproßhälfte gesetzmäßig und abwechselnd nach ent-

gegengesetzten Richtungen erfolgt und daß je 2 aufeinanderfolgende Blätter zu einem Paar gekoppelt sind (siehe auch unsere Fig. 23 I u. II). Auf Grund dieser Tatsachen hat TROLL (92, S. 424) vermutet, es „dürfte dennoch eine von der Symmetrie der Achse bedingte Veränderung vorliegen". SEYBOLD (88, S. 43), der selbst nur *Ophiopogon japonicus* (= *Mondo japonicum*, siehe die folgende Darstellung S. 85) untersuchte, aber Bezug nimmt auf die Ergebnisse LINSBAUERS, stellte fest, daß die Blätter stark asymmetrisch gebaut sind, wodurch die Krümmung bewirkt werde. Er meint aber: „Da die Stellung am *VP* rein distich ist wird es gut sein, diesen Fall auch weiterhin als sekundäre Radiarstellung zu bezeichnen."

Wir haben also im folgenden zwei Fragen zu prüfen: 1. ist die Anlegung der Blätter am *VP* rein distich, wie man bisher behauptet hat? 2. Welcher Art sind die Symmetrieverhältnisse der Achse und wie wirken sie sich in der Blattstellung aus?

Um zunächst eine gewisse Anschauung von der Pflanze zu vermitteln, betrachten wir eine Oberansicht eines eben durchtreibenden

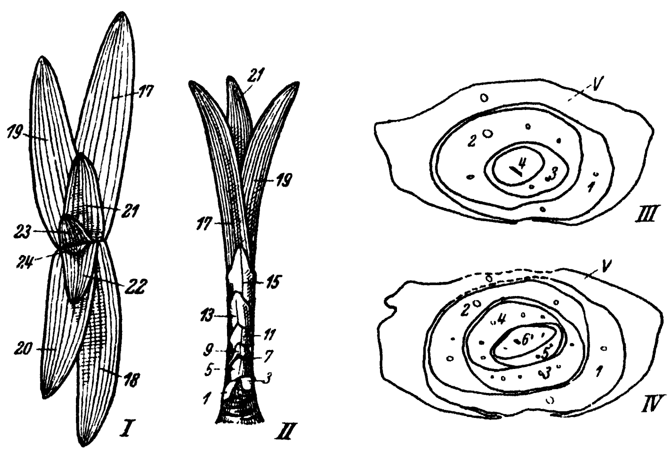


Fig. 23. I und II Ober- und Seitenansicht eines eben austreibenden Sprosses von *Liriope Muscari* var. *variegata*. III—IV Querschnitte durch einen Achselsproß von *Liriope Muscari*.

Sprosses von *Liriope Muscari* var. *variegata* (Fig. 23 I). Die Blätter haben angefangen sich leicht seitwärts zu krümmen, was bei einer Vorderansicht in dem Ausbiegen der Blätter nach entgegengesetzten Richtungen zum Ausdruck kommt (II). Wie man am Grunde der Achse, an den Narben von Blattansatzstellen und an dem Verlauf des Mittelnerven in den sich anschließenden Niederblättern ersehen kann, sind aber nicht bloß die Spreitenteile der Blätter durch Krümmung verschoben, sondern sogar die Insertionsstellen der Blätter scheinen von vornherein hin und her zu pendeln. Aus der Oberansicht geht auch hervor, daß je 2 Blätter zu

Paaren mit gleicher Krümmungsrichtung gekoppelt sind, als welche sich herausheben (18,19) (20,21) (22,23). Die Folge der Blätter 1, 3, 5, 7 usw., die beim *Najas*-Typus eine Schraubenwindung ergab, liefert hier eine Zickzacklinie. Nach diesen Befunden ist es sehr unwahrscheinlich, daß reine Distichie die primäre Stellung am *VP* sei; volle Klarheit können indes erst Mikrotomschnitte erbringen.

Schnitte durch die Knospen der Fortsetzungstriebe einer nicht blühenden Pflanze[1]) täuschen bei flüchtiger Betrachtung distiche Beblätterung vor (Taf. III 1 u. 2). Achtet man aber genauer auf die Lage des Mittelnerven jedes Blattes, so erhält man Zickzacklinien. Seitliche Begrenzungslinien dieser Zickzackkurven, die gegen den *VP* hin zusammenlaufen, besitzen an ihm selbst schon etwa denselben Öffnungswinkel wie weiter außen, d. h. gleich bei ihrer Entstehung am *VP* weichen die pendelnden Blattpaare von der Medianebene des Sprosses seitlich ab, was man an der Lage ihres früh hervortretenden Mittelnerven erkennen kann (Taf. IV 4). Der *VP* tritt wie bei manchen anderen Monokotylen allerdings wenig deutlich in Erscheinung, weil er bei der Bildung der Blätter weitgehend aufgebraucht wird und an ihrem Grunde erst wieder hergestellt werden muß; außerdem liegt die Scheitelregion in einer leicht eingesenkten Grube. Die Blätter entspringen also nicht rein distich am *VP*, um erst nachträglich auf Grund einer lateralen Krümmung aus der Distichieebene oder Mediane verdrängt zu werden, wie man sich bisher die Verhältnisse vorgestellt hatte, sondern sie entstehen von vornherein in der an den älteren Blättern nur auffälliger hervorstehenden Pendelstellung.

Aus dem bisher Mitgeteilten war bereits zu ersehen, daß die eigenartige Blattstellung durch Pendelsymmetrie der Sproßachse hervorgerufen wird, wie GOEBEL diese Symmetrieform genannt hat. Die Blätter sind in lateraler Richtung zu Paaren gekoppelt, und diese Paare pendeln fortgesetzt links und rechts von der Mediane hin und her (Taf. III 3). Der Sproß besitzt bilateralen (= disymmetrischen) Bau, sein nur in geringem Maße frei hervortretender *VP* weist im Querschnitt die Gestalt einer stark plattgedrückten Ellipse auf, deren kurze Achse in der Richtung der Mediane des Gesamtsprosses liegt. Die pendelnden Blattpaare entspringen in einem bestimmten Winkel seitlich von dieser Mediane in einer zu den Sym-

[1]) Erneuerungstriebe setzen bei nicht blühenden Pflanzen die Hauptachse monopodial fort, bei blühenden, an denen die Infloreszenz terminal steht, übernimmt die sympodiale Fortsetzung des Sproßsystems ein am Grunde des Blütenstandes entspringender Seitentrieb

metralen des Sprosses diagonalen Richtung (siehe Eintragung in Taf. III 3). Man kann daher auch hier von einer „Diagonalstellung“ der Blattpaare sprechen, eine Bezeichnung, die Troll (92, S. 356) für die schiefen Wirtel des *Rochea*-Typus der Blattstellung angewandt hat. Die eigenartige Blattgestaltung und Sichelkrümmung der Blätter bei *Rochea* hat bereits Goebel aus den Bedingungen ihrer diagonalen Stellung an einer bilateralen Achse abgeleitet und verständlich gemacht (siehe sein Schema, 26, S. 203). In noch markanterer Weise als bei *Rochea*, jedoch in genau denselben Ausprägungsformen äußert sich die Diagonalstellung in der Blattgestaltung unserer Untersuchungspflanze. Die Blätter sind stark asymmetrisch gestaltet, weil sie in die asymmetrischen Sektoren des Achsenkörpers fallen; die nach den Flachseiten hinausschauenden Blatthälften sind breiter und schmäler, während die gegen die Schmalkanten der Ellipse gekehrten Blatthälften kürzer und dicker sind. Die Sichelkrümmung der Blätter wird natürlich von dieser Asymmetrie hervorgerufen. Zur Illustrierung der Verhältnisse diene Taf. III Fig. 3, noch mehr aber die Schnittfolge der Fig. 4—6, aus der die Charaktere dieser Stellung bloß abgelesen zu werden brauchen. Die wichtige Bestimmung der Blattmitte kann von den weiter oben geführten Schnitten her (Fig 4) auch an den näher am *VP* gelegenen Bildern (Fig. 6) eindeutig vorgenommen werden

Man wird nun fragen, ob die Keimpflanzen schon dieselbe Blattstellung zeigen oder ob an ihnen noch ursprünglichere Stellungen anzutreffen sind. Aus Mangel an reifen Samen konnte ich aber keine Keimpflanzen heranziehen und diese Frage wenigstens bei *Liriope* nicht entscheiden Jedoch möchte ich auf die anschließend behandelte verwandte Art *Mondo japonicum* verweisen, an der die Blattstellung der Keimpflanzen studiert wurde

Bleibt noch übrig, die Anfangsstellung an Seitensprossen zu untersuchen, an denen ja auch vielfach zu Beginn andere Stellungen vorherrschen. Sie werden eingeleitet von einem zweikieligen adossierten Vorblatt, darauf folgen in schräg transversaler Richtung zu ihm zunächst unter sich distich gestellte Blätter (Fig. 23 III u. IV). Diese Blätter sind zwar schon asymmetrisch gestaltet, aber der Sproß scheint noch nicht in ausgesprochener Weise zur Pendelsymmetrie übergegangen zu sein; denn die aufeinanderfolgenden Blätter einer Blattzeile sind mit ihren dickeren Blatthälften anfangs nach derselben Seite, nämlich nach der Schmalseite der bilateralen Achse gewandt. Erst nachdem die Seitensprosse herangewachsen sind und unter Erstarkung eine Anzahl Blätter gebildet haben, kommt allmählich immer deutlicher die Pendelanordnung zum Vorschein und wird dann konstant beibehalten. Es findet also

primär auf e i n e r Diagonalen die Bildung asymmetrischer Blätter statt, während die Besetzung der spiegelbildlichen Diagonale erst nach einer Erstarkung und Symmetrieänderung der Hauptachse erfolgt. Damit ist auch hier wieder Distichie als Ausgangsstellung offenbar geworden.

2. *Mondo japonicum*

Diese Pflanze trifft man in Botanischen Gärten und in der Literatur meist unter dem Namen „*Ophiopogon japonicus*"; sie muß jetzt als *Mondo japonicum* (L. fil.) Farwell bezeichnet werden. Die Ober- und Seitenansicht einer jungen Pflanze gibt uns Einblick in die Pendelstellung der Blattpaare, der sich eine leichte Krümmung der Blattspreiten zugesellt, so daß von oben gesehen die Analogie mit der *Rochea*-Stellung einleuchtet (Taf. IV 1 u. 2). Der Sproßquerschnitt enthüllt so ausgesprochene Koppelung der stark asymmetrischen Blätter zu Paaren, daß man fast an dekussierte Wirtelbildung nach Art mancher Vertreter des *Najas*-Typus denken könnte (Taf. IV 3). Doch zeigt die Analyse, daß auch hier die Blattpaare hin- und herpendeln ganz nach Art von *Liriope*, mit dem einzigen Unterschied, daß die Blattspreiten ziemlich schmal sind und gegenüber den dünnhäutigen stengelumfassenden Scheiden an Umfang zurücktreten. Sonst herrscht völlige Übereinstimmung mit den Stellungs- und Symmetrieverhältnissen bei *Liriope*. Selbstverständlich liegt auch bei *Mondo* keine reine Distichie vor, wie noch SEYBOLD annahm (88, S. 43), sondern bereits am *VP* treten die Blätter in Diagonalstellung hervor.

Mondo bildet unterirdische kriechende Ausläufer, deren Endknospen auf Querschnitten untersucht wurden. Auch sie weisen typisch die gleiche Blattstellung auf, nur ist die Abweichung der pendelnden Paare von der Mediane des Sprosses eine geringere und deshalb könnte bei oberflächlicher Betrachtung der Eindruck disticher Anordnung der Blätter erweckt werden. An den Keimpflanzen von *Mondo* ließ sich zeigen, daß die typische Pendelstellung sehr früh einsetzt. Auf den Kotyledo folgen in disticher Anordnung zwei Niederblätter, die sich anschließenden beiden ersten Laubblätter eröffnen aber bereits die diagonale Pendelstellung, die gleich in scharf ausgeprägter Weise hervortritt. Jedenfalls stehen die ersten drei Blattorgane der Keimpflanze noch rein distich, dann erst kommt die Pendelsymmetrie der bilateralen Keimachse zur Geltung.

3. *Kniphofia*

Blattbau und Blattstellung dieser Gattung wurden von BERGER (6, S. 6) folgendermaßen charakterisiert. „Die *Kniphofia* haben allermeist schmallinealische.

wenig-fleischige, mehr oder weniger scharf gekielte Blätter von wechselnder Länge, in 2—4-, seltener 5zeiliger Stellung." Die lateinische Beschreibung erscheint um einiges genauer „folia rosulatim congesta, 2-sticha, plerumque 4-sticha, rarius 5-sticha" (S 32). Distiche Blattanordnung kommt demnach jedenfalls neben anderen Stellungen vor, die als 4zeilige und 5zeilige beschrieben werden Im ersten Falle werden also 4 Orthostichen, im zweiten deren 5 mit größter Genauigkeit eingehalten. Da die Blätter hier nicht wirtelig, wohl aber rosettig an gestauchter Achse dicht gedrängt zusammenstehen und ringsherumgreifende Blattscheiden entwickeln, ist ihre Entstehungsfolge eindeutig zu ermitteln. Dabei hat TROLL für den Fall der 4zeiligen Stellung feststellen können, daß immer 2 Blätter in distlicher Gegenüberstellung gepaart sind während zwischen den Paaren eine Drehung von 90° statt hat (92, S. 431) Die älteren Blätter jedes Paares folgen aber keiner Schraubenlinie wie beim *Najas*-Typus, sondern sie bilden eine Zickzackkurve Wir haben mithin die gleiche Stellung wie bei *Liriope* und *Mondo* vor uns, nur mit dem Unterschied, daß der Öffnungswinkel zwischen den Blattinsertionsebenen kein spitzer ist wie dort, sondern ein genau rechter Es liegt, wie das auch TROLL betont hat, keine Tetrastichie im eigentlichen Sinne vor (siehe die Darstellung bei TROLL, 92 S 427) sondern diese Blattstellungsart ist zum *Halophila*-Typus zu zählen

Die Untersuchung wurde durchgeführt an *Kniphofia Uvaria* bzw Verwandten aus der Sektion *Uvaria*, in der diese Stellung häufig auftritt. Ein Querschnitt durch den Grund einer Blattrosette ergibt ein überraschendes Bild (vgl. auch Fig. 24 II). Man glaubt die ebenmäßigste Dekussation vor sich zu haben. Die Blätter stehen scheinbar in Wirteln und sind innerhalb dieser gleichmäßig ausgebildet Stellt man aber die Altersfolge der Blätter durch tiefer geführte Schnitte fest, so zeigt sich, daß die ersten Blätter jedes Paares 1, 3, 5, 7 usw., die mit ihrem scheidigen Grund die zweiten umfassen, einer Zickzackanordnung folgen, daß mithin die Blattpaare um eine ihrer Winkelhalbierenden fortgesetzt hin und herpendeln. Der *VP* der Sprosse liegt in einer Scheitelgrube, je näher man an ihn herankommt, um so mehr gerät man außen bereits in das Achsengewebe, in dem zahllose Bündel verlaufen. An den inneren Blattpaaren, die hier zu sehen sind, bemerkt man eine leichte Asymmetrie der Blätter, die sich in einer verschiedenen Breite der Blatthälfte äußert Diese Stellung ist zu verfolgen bis zum *VP* selber, dessen bilaterale Struktur sich in einer elliptischen Querschnittsform kundgibt (Fig. 24 I).

Daß die Blattstellung von Pendelsymmetrie beherrscht wird, haben wir eben festgestellt. Die Blattpaare schneiden sich hier aber unter einem genau rechten Winkel und die Blätter verraten kaum eine Asymmetrie Es scheint also ein Grenzfall der Diagonalstellung der Blätter gegen die orthogonale hin vorzuliegen, dessen Zustandekommen wir nunmehr verfolgen wollen Welcher Art sind die Be-

ziehungen dieser scheinbaren Dekussation zur Distichie und zu den vorhin genannten 5zeiligen Stellungen? Zur Lösung dieser Fragen haben wir die Verhältnisse an Achselknospen, an Keimpflanzen sowie an einem günstigen Fall eines Überganges von der „4zeiligen“ in die 5zeilige Stellung untersucht, mit dem wir beginnen.

Der Querschnitt durch den Sproß der Fig. 24 II täuscht auffallend Dekussation vor, die Blätter 1, 3, 5, 7 usw. bilden eine Zick-

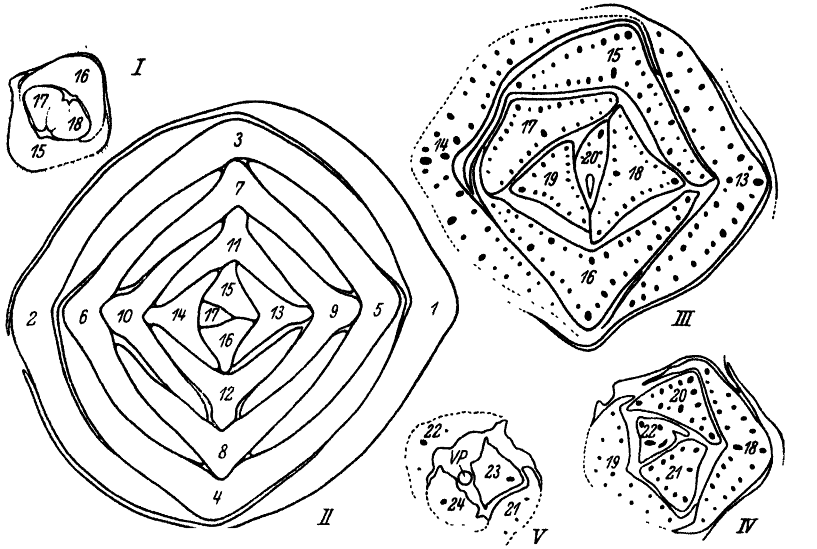


Fig. 24. Querschnitte durch den *VP* einer „vierzeiligen“ Pflanze von *Kniphofia Uvaria* (I), sowie durch eine Endknospe einer Pflanze, die von der vierzeiligen in die zerstreute Stellung übergeht (II—V)

zacklinie, die Blattpaare pendeln hin und her. Das geht regelmäßig fort bis zum Blattpaar (15,16). Blatt 17 käme vor Blatt 13 zu stehen, es befindet sich in Wirklichkeit aber gerade auf der gegenüberliegenden Seite. Sieht man genauer zu, so gewahrt man, daß schon Blatt 15, das nicht mehr genau vor Blatt 11 steht, eine Stellungsänderung eingeleitet hat. Mit Blatt 15 erfolgt der Übergang zu einer Schraubenstellung mit $^2/_5$-Divergenz, wodurch 5 Blattzeilen entstehen. Der Sproß ist von Pendelsymmetrie zur radiären Symmetrie übergegangen[1]) (Fig. 24 III u. IV), was bei Untersuchung des *VP* seinen Ausdruck darin findet, daß dieser, obwohl an sich ziemlich flach, doch deutlich im Umriß seiner obersten Kuppe kreisrund geworden ist (V). Die Blätter sind im zerstreuten Be-

[1]) Wahrscheinlich handelt es sich um die ersten Anzeichen der Infloreszenz-Anlegung.

reich ebenfalls asymmetrisch, aber gleichsinnig in Richtung der Schraubung.

Die Seitensprosse beginnen mit einem adossierten Vorblatt *V*, das gegen die Abstammungsachse zu abgeplattet ist und nach dieser Seite hin 2 abgerundete Ecken aufweist (Fig. 25 I u. II). Darauf folgt ein schräg transversal, d. h. zu den Symmetralen des Achsel-

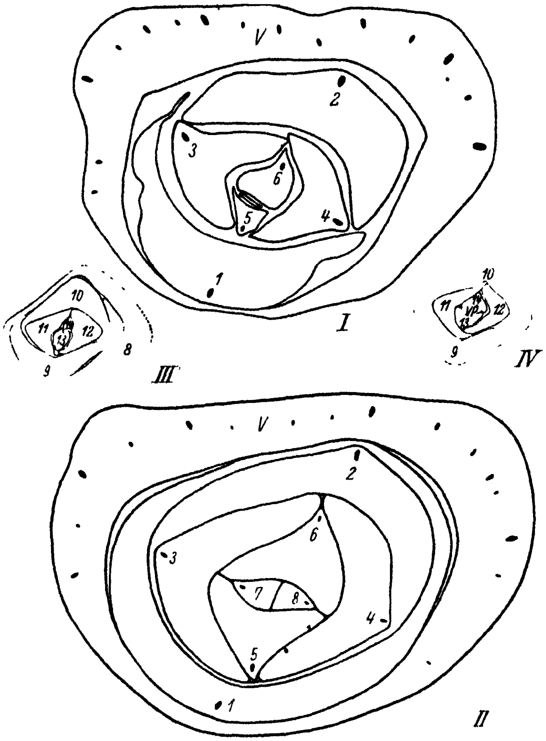


Fig. 25 Querschnittreihe durch einen Achselsproß von *Kniphofia Uvaria* bis zum *VP* hin (IV)

sprosses diagonal stehendes Blattpaar (1,2), dessen erstes Blatt schräg vorne liegt. Das sich anschließende Blattpaar ist nicht rechtwinklig, sondern unter stumpfem Winkel mit dem vorhergehenden gekreuzt und kommt schräg transversal nach der anderen Seite zu liegen. Alle weiteren Blattpaare halten die somit vorgezeichneten Richtungen ein. Die Diagonalstellung an einer bilateralen Achse äußert sich auch hier wieder in der markanten Asymmetrie der Blätter mit breiten dünneren und kürzeren dickeren Blatthälften. Bis gegen den *VP* zu wird diese Stellung beibehalten (Fig. 25 III u. IV), deren eine Ebene der langen Achse des im Querschnitt ellip-

tischen Achsenkörpers sehr genähert ist, während die andere von der Richtung der kurzen Achse der Ellipse weiter entfernt ist. In dem Maße als der Sproß erstarkt, geht die schiefe Paarung in eine rechtwinklige, an Dekussation erinnernde über, unter weitgehender Annäherung der bilateralen an die radiäre Struktur.

Die Keimpflanzen von *Kniphofia Uvaria* weisen über die ersten 8—10 Blätter hinweg noch reine Distichie auf[1]) (Taf. V 1—3). Die Blätter ganz junger Keimlinge sind noch gleichmäßig dreikantig. nach Entfernen der Kotyledonarscheide kommen die distich stehenden Blätter L_1 und L_2 zum Vorschein. Die älteren Blätter entwickeln sich bedeutend mehr in die Fläche und nur ihre Spitzenteile besitzen noch jenen dreieckigen Umriß. Der Übergang von der rein distichen Stellung in die Pendelstellung erfolgt unmittelbar und unter sofort rechtwinkliger Kreuzung der Blattpaare (Taf. V 3). Der *VP* hat elliptischen, dem Kreis nahekommenden Umriß, was auf bilateralen Bau hinweist (Taf. V 4). Die ursprüngliche Distichieebene der Keimpflanze fällt also mit einer der Ebenen der Blattpaare zusammen, die andere steht senkrecht auf ihr. Bezogen auf die Symmetrieverhältnisse der Keimachse haben wir hier eigentlich Orthogonalstellung, die unter dem Einfluß einer Pendelsymmetrie steht, so daß die älteren Blätter innerhalb der kreuzgegenständigen Paare auf jeder Sproßhälfte in Zickzackordnung angetroffen werden

4. *Ammocharis, Haemanthus, Cliria*

Die kaplandische Amaryllidacae *Ammocharis coranica* (Ker Gawl) Herbert wurde erst neuerdings genauer geschildert, und zwar durch MARKÖTTER (46) und BREMEKAMP (11). Der letztgenannte Autor teilte auch eine photographische Ansicht der Pflanze mit, auf der die eigenartige Anordnung ihrer Blätter innerhalb der grundständigen Rosette sehr gut zu erkennen ist Er sagt darüber: „Die Blätter der *Ammocharis* sind streng zweizeilig (ortho-distich) angeordnet. In jeder Orthostiche biegen die Spreiten sich aber abwechselnd und um so mehr, je näher sie der Spitze liegen, nach rechts und links aus Auf diese Weise kommt die regelmäßige Rosette zustande, welche bei den größeren Pflanzen aus 13 Blättern besteht (11, S 415 f)" TROLL (92 a, S 991) hat in dieser Stellung den *Halophila*-Typus erkannt und darin die Auswirkung der Symmetrieverhältnisse bei Diagonalstellung an bilateraler bzw dorsiventraler Achse gesehen

Die Keimpflanzen sind nach MARKÖTTER (46, Taf. I Fig. 14) rein distich beblättert und die fädlichen Blätter sind auch noch nicht gekrümmt. Für die älteren Zwiebeln nimmt BREMEKAMP offenbar reine Distichie am *VP* an, wenn er betont, daß ihre Blätter streng zweizeilig angeordnet seien. Bei der Untersuchung der Ver-

[1]) Auf den Schnitten sind nicht mehr alle Blätter des distichen Abschnittes erhalten, da die äußersten schon abgestorben und verrottet waren

hältnisse am *VP* und in seiner Nähe müßte man, wie auch bei *Liriope* und *Mondo* vor allem die Blattmitten genau feststellen können Es handelt sich hier aber um eine Zwiebelpflanze, deren bandförmige Spreiten ohnehin die exakte Festlegung der Blattmitte unmöglich machen; in noch höherem Grade gilt das von dem Bereich der Zwiebelschuppen selbst. Es bleibt also nur übrig allgemein zu prüfen, ob die Blätter in der Nähe des *VP* asymmetrisch gebaut sind und ob hier ähnliche Gesetzmäßigkeiten anzutreffen sind wie sie die bisher behandelten Gattungen mit Diagonalstellung auszeichnen. Die letzten 10–12 Blätter unter dem *VP* scheinen nun tatsächlich distich zu stehen, weil eben Richtungsmarken ihrer Mediane fehlen (Taf. VI 1). Aber trotzdem sind vor allem die äußeren Blätter deutlich asymmetrisch, was sich darin äußert, daß die Blatthälften verschieden dick sind. Bei den innersten Blättern trifft man die sehr jungen Spreiten auf dem Schnitt, die wenig von der Asymmetrie verraten, die ihnen sicher in geringem Ausmaße schon zukommt Regelmäßig abwechselnde Pendelstellung, wie sie in der Krümmungsrichtung der fertigen Blätter sich kundgibt, ist allerdings im Bereich der verdickten Zwiebelschalen nicht so gut zu erkennen. Nach allem darf man annehmen, daß die Blätter hier an dem bilateralen, stark abgeplatteten *VP* unter geringfügiger Abweichung von der Distichieebene in diagonaler Stellung entspringen und um die Sproßmediane leicht pendeln Während bei *Liriope* und *Mondo* die Blätter nur wenig gekrümmt sind, aber ihre Diagonalstellung am *VP* in auffallender Weise zu beobachten ist, äußert sich hier der gleiche Typus der Blattstellung vorzüglich in dem gesetzmäßigen Ausbiegen der Blattspreiten nach entgegengesetzten Richtungen.

Das Vorkommen einer ähnlichen Blattstellung in der Gattung *Haemanthus* wurde von Hildebrand (30) berichtet. Eine von ihm vorläufig als *H. crucifoliatus* bezeichnete Art, über deren weiteres Geschick ich keine Angaben machen kann, da sie nicht im Kew Index steht, bildet in einer Vegetationsperiode 4 Blätter, die im ausgebildeten Zustand eine Stellung einnehmen wie die Arme eines Andreaskreuzes, d. h. je 2 der stark sichelförmig gekrümmten Blätter stehen distich zueinander und diese Paare stehen in stumpfem Winkel gekreuzt miteinander. Es heißt auch von den Krümmungen der Blattspreiten, daß sie „sich kaum einfach auf Lichteinfluß zurückführen lassen dürften, sondern von inneren biologischen Anlagen herrühren (S. 54)“. Hier wie bei anderen *Haemanthus*-Arten wird indes reine Distichie am *VP* angenommen und

die sekundären Stellungen durch Lageveränderung der Spreiten erklärt. Die erwähnten „inneren“ oder „biologischen Anlagen“ sind die gleichen wie wir sie vorhin kennengelernt haben: wir nennen sie die Symmetrieverhältnisse und dürfen annehmen, daß jener *Haemanthus*-Stellung ebenfalls Pendelsymmetrie zugrundeliegt.

An Pflanzen von *Clivia nobilis* und verwandten Arten dieser Gattung kann man gelegentlich neben rein zweizeiligen Exemplaren solche antreffen, deren Spreiten auf einer Sproßhälfte abwechselnd nach rechts und links ausbiegen, wobei auf der anderen Sproßhälfte die entsprechenden Vorgänge stattfinden. Doch hier sind die Beträge der Krümmung gering und am *VP* ist die Anlage dazu kaum wahrzunehmen. Gleichwohl hebt sich die Blattmediane besser heraus als bei Ammocharis und man glaubt auf Fig. 2 der Taf. VI eine geringfügige Asymmetrie an dem vom *VP* aus gerechnet 3. und 4 Blatt wahrzunehmen.

5. *Halophila*

Die marine Hydrocharitacee *Halophila* besitzt kriechende Rhizome, die deutlich gegliedert sind in längere Internodien und in Knotenstellen, an denen 2 schuppenförmige Niederblätter sitzen (siehe die Abb bei Balfour oder bei Troll 92, S. 433). Sieht man nicht genau zu, so könnte man meinen, die Niederblätter bildeten superponierte Paare wie es bei den Laubblättern von *Potamogeton densus* der Fall ist. So hat z. B. Magnus die Blattstellung von *Halophila* auch aufgefaßt (45, S. 14). In der gründlichen Arbeit von Balfour (4) wurde aber die Morphologie dieser Gattung eingehend behandelt und erwiesen, daß die Paarungswirtel der Niederblätter in sehr spitzem Winkel zueinander gekreuzt sind und von der Mediane der kriechenden Sproßachse aus gerechnet hin und her pendeln Die älteren Blätter 1, 3, 5, 7 usw. jedes Wirtels befinden sich auf der Sproßunterseite, die jüngeren 2, 4, 6, 8 usw. entspringen auf der Oberseite und bringen allein Achselsprosse mit Laubblättern und Blüten hervor. Entsprechend der herrschenden Pendelsymmetrie folgen diese Achselprodukte einer Zickzacklinie (siehe Schema Fig. 1 II und Fig. 27). Unter jedem Wirtel entspringt eine sproßbürtige Wurzel, der *VP* ist schlank, liegt in Verlängerung des Rhizoms und die ersten Blätter werden in beträchtlicher Entfernung von seiner Spitze gebildet.

Die Verhältnisse des Typus lassen sich am besten an einer Querschnittsfolge klarmachen (Fig. 26 I—IV). Vor dem *VP* (I) trifft man nur die 2 wenig gegeneinander verschobenen Blattwirtel

(5,6) und (7,8). In der Achsel des fertilen Niederblattes 8 befinden sich 2 Laubblätter (L_1 und L_2) die einzigen, die jeder Seitensproß hervorbringt, sowie eine Reihe von Intravaginalschuppen *sq*. Hat

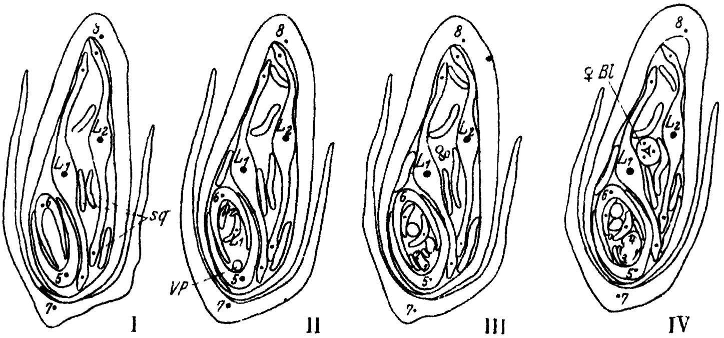


Fig. 26 Querschnittserie durch die Endknospe des Rhizoms von *Halophila ovata* Die Blatter nach der Altersfolge, vom *VP* aus gerechnet, beziffert Die oberseitigen Blätter bringen allein Achselsprosse hervor mit Laubblattern (L_1 u L_2) und weibl Bluten (♀ *Bl*)

man den *VP* erreicht (II), der im Querschnitt eine dem Kreis genäherte Ellipsenform aufweist mit Übereinstimmung zwischen Sproß-Mediane und längerer senkrecht stehender Ellipsenachse, so sind lediglich die beiden Laubblätter in der Achsel von Niederblatt 6 dazugekommen. Unmittelbar hinter dem *VP* (III) wird gerade das jüngste Blattpaar (1,2) angelegt. und zwar nicht in Richtung der senkrecht zu denkenden Medianebene des Rhizoms, sondern unter einem spitzen Winkel geneigt zu ihr. Schuppenblatt 1 hat sich noch gar nicht abgetrennt von dem Sproß, während Blatt 2 von seinem frühzeitig mächtig heranwachsenden Achselprodukt noch nicht geschieden ist. Schneiden wir am nächstfolgenden Wirtel quer (IV), so können wir bestätigen, was schon Balfour ermittelt hatte, daß nämlich das nächste Paar (3,4) um denselben Winkelbetrag nach der anderen Seite der Mediane abweicht. Blattpaar (5,6) pendelt dagegen wieder nach links, das Paar (7,8) nach rechts usw. Auf einem medianen Längsschnitt durch das Rhizom erhalten wir daher



Fig. 27 Langsschnitt durch das Ende eines Rhizoms von *Halophila ovata*. Bez. wie Fig 26 sonst bedeuten· *A* Gesamtheit der Achselprodukte der fertilen oberseitigen Schuppenblätter 6, 8, 10 *W* Sproßburtige Wurzeln, deren eine unter jedem Wirtel entspringt

immer ein sehr wirres Bild, weil alle Organe nur mehr oder weniger angeschnitten werden (Fig. 27). Übereinstimmend mit den Verhältnissen bei den vorhin behandelten Gattungen äußert sich auch hier die Diagonalstellung an einer dorsiventral-bilateralen Achse darin, daß die Blatthälften ungleich breit sind; freilich ist der Unterschied hier kein sehr auffallender, handelt es sich doch um stark reduzierte schuppenartige Blattorgane. Am besten ist die Asymmetrie der Niederblätter wahrzunehmen an den älteren Wirteln (7,8) und (5,6) der Fig. 26 I u. II.

Fassen wir das Wesen der Halophila-Stellung unter Heraushebung der Unterschiede zur Blattstellung der anderen Gattungen zusammen, so ist folgendes zu sagen: Die Koppelung der Blätter zu Paaren wird bei *Halophila* auch nach außen hin sichtbar dadurch daß zwischen diesen Paarungswirteln verlängerte Internodien eingeschaltet sind. Das kriechende Rhizom der Pflanze ist dorsiventral-bilateral gebaut, d. h. seine Oberseite ist gefördert und bringt allein Achselprodukte hervor. Die Sproßachse selbst verrät anatomisch ihre Dorsiventralität in der mächtigeren Entwicklung ihrer oberseitigen Gewebe. Die Blattpaare schneiden sich unter einem verhältnismäßig spitzen Winkel und die Schuppenblätter selbst entfalten sich kaum aus ihrer gefalteten Knospenlage. Die Diagonalstellung der Blattpaare erfolgt hier nämlich im Bereich der Schmalseiten des im Querschnitt elliptischen Achsenkörpers im Gegensatz zu den anderen Gattungen, deren Blattpaare diagonal auf den Breitseiten entspringen. Das Schema Fig. 1 II ist demnach ausgerichtet nach der Stellung von *Halophila* selbst[1])

Keimpflanzen von *Halophila* sind anscheinend noch nicht beschrieben worden jedenfalls weiß man nichts über ihre Blattstellung Es ist anzunehmen, daß ähnlich wie bei *Mondo* sehr frühzeitig und in typischer Weise die diagonale Pendelstellung einsetzt Die Seitensprosse beginnen mit einem grundständigen Paar von Laubblättern, die einander ziemlich genau gegenüberstehen und fast in Richtung der Mediane des oberen Niederblattes stehen Die ersten 3 Blätter des Seitensprosses stehen somit noch distich Es kann hier allerdings nicht auf die Frage der Sproßverkettung bei *Halophila* eingegangen werden, eine Frage, die, ähnlich wie bei *Najas*, in verschiedenem Sinne beantwortet worden ist (siehe BALFOUR und im Gegensatz zu ihm WARMING in der Arbeit von HOLM, 37, der sogar die kriechenden Grundachsen für sympodial hält). Auf das erste Laubblattpaar folgen wieder Niederblätter in Paaren, deren erstes um einen erheblichen Betrag gegenüber dem Laubblattpaar gedreht ist Die Fortsetzung der Blattstellung stimmt

[1]) Ganz analog sind die Verhältnisse bei reiner Distichie, der *VP* und damit der Achsenkörper ist in diesen Fällen bilateral und hat elliptischen Querschnitt Die Blätter können nun auf den Breitseiten entspringen, wie es häufiger stattfindet, oder an den Schmalseiten wie z B. die reitenden *Iris*blätter

überein mit den Verhältnissen an den Hauptachsen und diese Seitensprosse werden ja beim Auswachsen selbst wieder zu relativen Hauptsprossen Es kann also mit größter Wahrscheinlichkeit auch fur Halophila Distichie als Grundstellung angenommen werden.

Zum Schlusse wollen wir noch einen Blick werfen auf die analoge Blattstellung und Blattgestaltung beim *Rochea*-Typus der Dikotylen, dessen Kenntnis in neuerer Zeit durch die Beiträge von TROLL, SCHOUTE, SCHÜEPP und RAUH erweitert wurde. Die äußere Erscheinung dieser schiefen Wirtel stimmt vollkommen mit der Gestaltung der Blattpaare des *Halophila*-Typus überein. Dort ist die Ausgangsstellung echte Dekussation wie sie auch die Keimpflanzen noch aufweisen, hier liegt überall Distichie als ursprüngliche Stellung zugrunde. Die diagonale Stellung an bilateralen Achsen, also die gleiche Achsensymmetrie, prägt dem Wesen nach verschiedene Grundstellungen zu übereinstimmender Gestaltung um

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. Gegenstand der Untersuchung sind die zweizähligen Wirtel der Monokotylen, die sich den beiden gegensätzlich verschiedenen, von GOEBEL aufgestellten Typen, dem *Najas*-Typus und dem *Halophila*-Typus einordnen lassen.

2. Meist läßt sich innerhalb der zweizähligen Wirtel die sukzedane Entstehungsfolge der Blätter klar nachweisen, in Grenzfällen wie bei *Dioscorea* war der Entscheid darüber jedoch oft unmöglich Der Einfachheit halber und da die Frage der Wirtelbildung im Pflanzenreich überhaupt noch der Klärung bedarf, wurde von Wirteln schlechthin gesprochen, wenn eben Blätter zwischen längeren Internodien in Gruppen dicht beisammen stehen. Da die Blätter im Wirtel wie gepaart erscheinen, kann man auch von Blattpaaren sprechen.

3. Die wesentlichen Merkmale der beiden Stellungstypen sind in den 2 Diagrammen der Fig. 1 zum Ausdruck gebracht. Beim *Najas*-Typus (I) schreitet die Wirtelbildung, die oft in hohem Maße einer Dekussation ähnelt, und die Bildung der Achselprodukte in Richtung einer Schraubenwindung fort, beim *Halophila*-Typus springt sie fortgesetzt nach entgegengesetzten Richtungen um, analog den Verhältnissen beim „Caryophyllaceen-Typus" bzw. „Oleaceen-Typus" der Dekussation.

4. Zum *Najas*-Typus gehören außer *Najas* selbst die zweizähligen Wirtel, die bei *Gloriosa*- und *Dioscorea*-Arten zu beobachten sind. Von *Najas* sind sie nur darin verschieden, daß die Blätter eines Wirtels einander in den Achselprodukten gleichwertig sind.

5. Zum *Halophila*-Typus sind nun auch zu rechnen die Blattstellung von *Liriope* und *Mondo* (= frühere Gattung *Ophiopogon*), von „vierzeiliger“ *Kniphofia* und von *Ammocharis coranica*. Ähnliche Stellungen treten gelegentlich auch bei *Haemanthus*- und *Clivia*-Arten auf. Freilich sind außer bei *Halophila* selbst die zweizähligen Wirtel dieser Pflanzen nicht als solche sichtbar, da sie in den Rosetten der durchweg mit gestauchten Achsen wachsenden Pflanzen versteckt bleiben. Sie verraten sich aber in der gesetzmäßigen Krümmung der Blattspreiten sowie besonders auf Querschnitten; ähnlich wie das von *Gloriosa* und *Dioscorea* gegenüber *Najas* gilt, sind auch hier die Blätter eines Wirtels hinsichtlich ihrer Achselprodukte gleichwertig.

6. Echter Dekussation am nächsten kommen die Wirtel von *Dioscorea*, die an ihnen überhaupt verwirklicht zu sein scheint, dagegen ist bei *Najas* und *Gloriosa* die Stellung der Blätter innerhalb eines Wirtels nie genau distich, wie andererseits die Drehung zwischen den Blattpaaren auch nie genau 90° beträgt Durch beide Abweichungen von den genauen Maßen wird aber bewirkt, daß im Gesamteffekt doch dekussierte Anordnung herauskommt wie das in der Konstruktion des Diagramms Fig. 1 I zum Ausdruck gebracht ist

7. Bei den Monokotylen kommt Dispersion deutlich aus Distichie uber eine spirodistichie Zone zustande durch einen Vorgang, den Goebel als Scheiteltorsion bezeichnet hat. Dabei wird jedes Blatt kongenital am *VP* aus seiner ursprünglich distichen Stellung um einen bestimmten Betrag herausgedreht. Es soll aber auch vorkommen, daß immer je 2 Blätter in disticher Koppelung zusammenhalten und die so verbundenen Blattpaare als Ganzes „verschoben“ werden (Erscheinung der „Blattpaarung“).

Es wurde hier nachgewiesen, daß die bisher beschriebenen Fälle einer Blattpaarung im spirodistichen Bereich zerstreut beblätterter Monokotylen nicht stichhaltig sind und als hauptsächliche Grundlage zur Erklärung der zweizähligen Wirtelbildung nicht in Frage kommen.

8. Es wurde daher unternommen, die Wirtelbildung unserer Untersuchungspflanzen durch genaue Analyse der gesamten sich an ihnen selbst bietenden Möglichkeiten, an Variationen in der Stellung, an den Verhältnissen der Keimpflanzen und der Seitenachsen verständlich zu machen.

9. Es gelang in allen Fällen nachzuweisen, daß irgendwie Distichie als Grund- und Ausgangsstellung für die Bildung zweizähliger Wirtel zu gelten hat So bei *Gloriosa* an Keimpflanzen und

Erneuerungstrieben, bei *Dioscorea* an Keimpflanzen, bei *Najas* an der Blattstellung der Plumula reifer Embryonen, bei *Liriope* an der Stellung der Achselsprosse, bei *Mondo*, *Kniphofia* und *Ammocharis* an Keimpflanzen, und bei *Halophila* mit Hilfe ihrer Seitenachsen.

10. Die Deutung und der Einfluß der Achsensymmetrie auf die Bildung dieser zweizähligen Wirtel wurde eingehend dargelegt.

11. Beim *Najas*-Typus konnte gezeigt werden, daß die Wirtelbildung aus zerstreutem, spirodistichem oder distichem Bereich zustandekommt durch Änderung der Achsensymmetrie in longitudinaler wie in lateraler Richtung, d. h. es ensteht mit der Wirtelbildung ein anderer Rhythmus der Internodienverlängerung bzw. -Stauchung und gleichzeitig tritt eine Koppelung der Blätter zu Paaren ein.

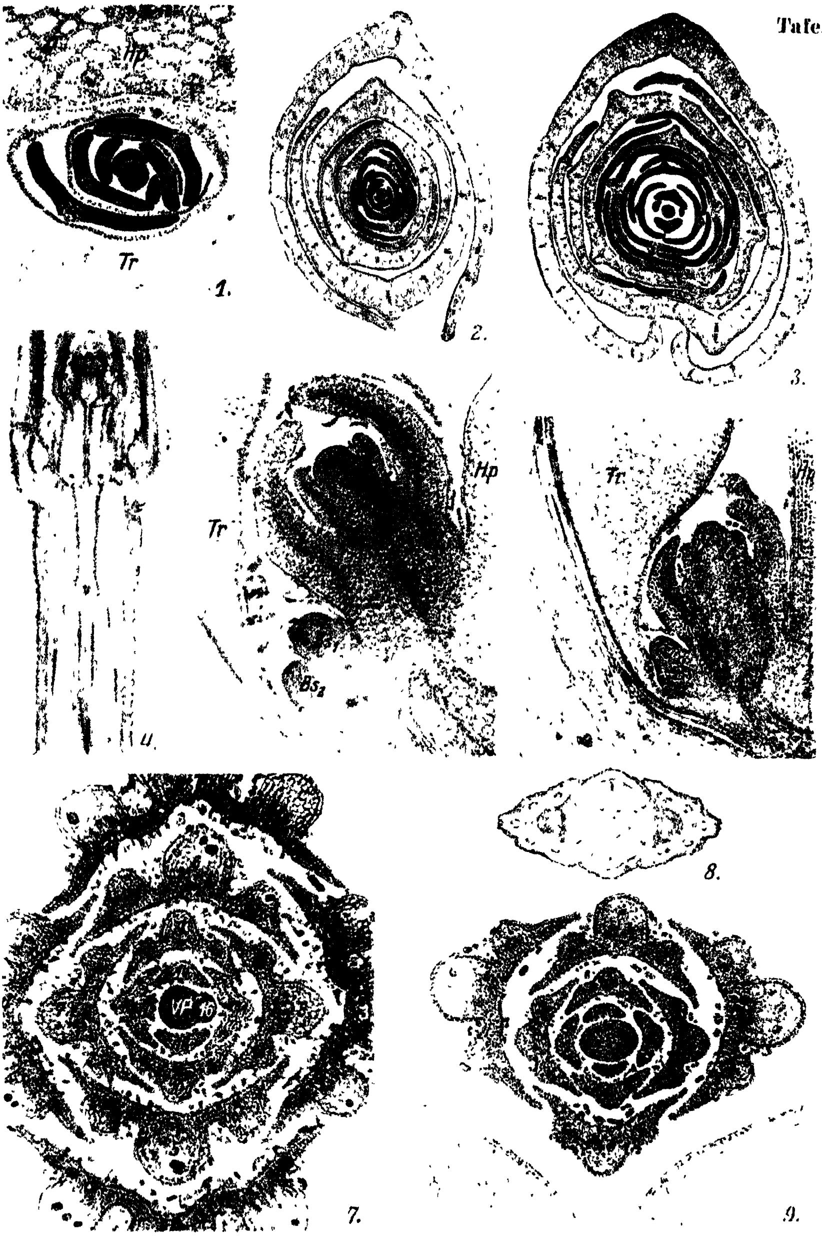
12. Noch markanter kommen die Symmetrieverhältnisse beim *Halophila*-Typus zum Ausdruck, nämlich 1. in dem Hin- und Herpendeln der Blattpaare um eine Mediane, worin sich Pendelsymmetrie des Achsenkörpers auswirkt und 2. darin, daß sich die Blattwirtel in „Diagonalstellung" (TROLL 1937) an einer bilateralen Achse befinden, woraus sich die Asymmetrie der Blätter und ihre gegenwendige Krümmung ergibt.

13. Die Diagonalstellung bewirkt hier dieselben Gestaltungen wie das beim *Rochea*-Typus unter den Dikotylen auf der Grundlage einer ganz anderen Blattstellung der Fall ist. Dort ist die Ausgangsstellung echte Dekussation, hier bei unseren Monokotylen ist die Grundstellung Distichie. Die gleiche Achsensymmetrie und dasselbe Stellungsverhältnis der Blattpaare an der Achse bewirkt übereinstimmende Gestalt (Konvergenz).

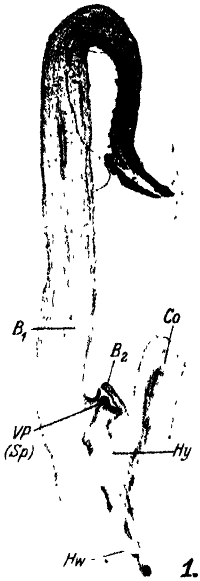
Literaturverzeichnis

1. AGNES ARBER, Monocotyledons Cambridge 1925 - 2 P ASCHERSON u M GÜRKE, Hydrocharitaceae. In: A. ENGLER u K. PRANTL, Die naturlichen Pflanzenfamilien II, 1. Abt., 238 (1889). — 3. L. H BAILEY, The case of Ophiopogon and Liriope Gentes Herbar Ithaca **2** (1929) 1. — 4. B. BALFOUR, On the Genus Halophila Transact. and Proceed. Bot. Soc Edinburgh **13** (1878) 290-343. — 5. A. BARTHELMESS, Über den Zusammenhang zwischen Blattstellung und Stelenbau unter besonderer Berücksichtigung der Koniferen. Botan Archiv **37** (1935) 207—260. — 6. A. BERGER, Liliaceae-Asphodeloideae-Aloineae. A. ENGLER, Das Pflanzenreich IV, 38 (33. Heft). Leipzig 1908 — 7. G. W. BISCHOFF, Lehrbuch der allgemeinen Botanik. 1 Bd. Stuttgart 1834. — 8. AL. BRAUN, Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung uberhaupt. Verh. Kais. Leopold.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf. **15**, 1. Abt., 195 (1831). — 9 Ders., Dr. CARL SCHIMPERs Vorträge uber die Moglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, nebst Andeutung der hauptsächlichsten Blattstellungsgesetze und insbesondere

Tafel I



1. Querschnitt durch eine Achselknospe von *Heteranthera zosterifolia*
2. u. 3. Querschnitte durch Endknospen älterer Pflanzen von *Gloriosa simplex*
4. Längsschnitt durch einen Haupttrieb von *Dioscorea macroura*
5. u. 6. Längsschnitte durch Achselsprosse von *Dioscorea macroura* mit ihren Beisprossen
7. Querschnitt durch die Endknospe einer Hauptachse von *Dioscorea macroura* mit Bezifferung der Blätter nach ihrer Altersfolge
8. Querschnitt durch einen Blattwirtel von *Dioscorea macroura*
9. Querschnitt durch die Endknospe eines noch in der Blattachsel befindlichen



1.



2.



3.



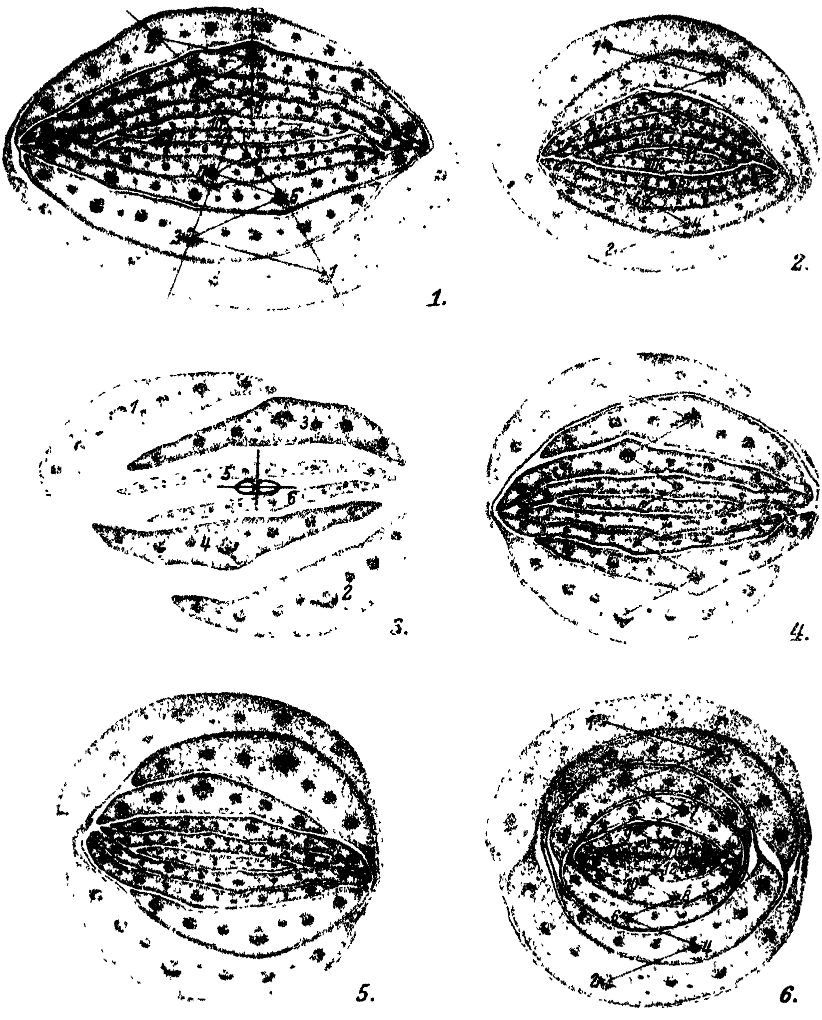
4.

1: Längsschnitt durch die junge Keimpflanze der Fig. 14 I, geführt in Richtung der Mediane des Kotyledos *Co*. B_1 erstes Laubblatt. B_2 Schuppenblatt, das den *VP* umhüllt.

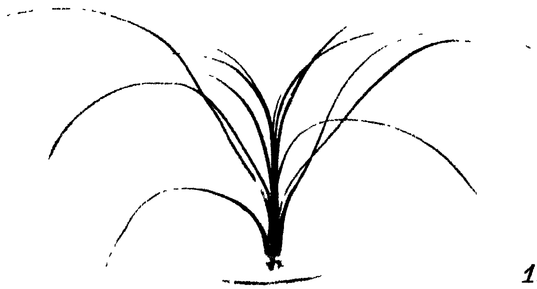
2 u. 3. Pflanzen von *Najas microdon* mit zweizähligen Blattwirteln, die durch Hinzutreten des ersten Laubblattes von Achselsprossen wie dreizählig erscheinen.

4. Querschnitt durch eine Sproßknospe von *Najas minor*. Blattwirtel des eigentlichen Hauptsprosses mit römischen Ziffern bezeichnet (*I, II, III* usw.). Achselprodukte der fertilen Blätter *I, III, V* usw. sind mit gestrichelter Linie umrahmt. Blätter der Achselsprosse sind mit arabischen Ziffern bezeichnet. Bl_1 die erste Blüte in der Achsel jedes fertilen Blattes. ♂ *Bl* u. ♀ *Bl*, männl. u. weibl. Blüten.

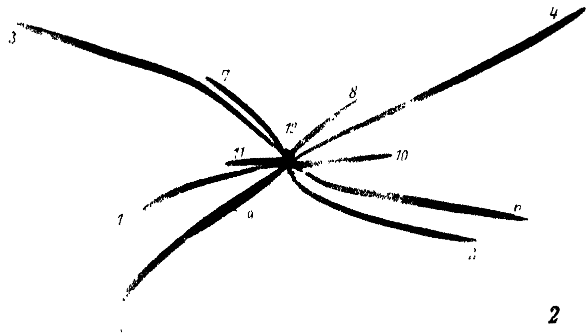
Eckardt Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig



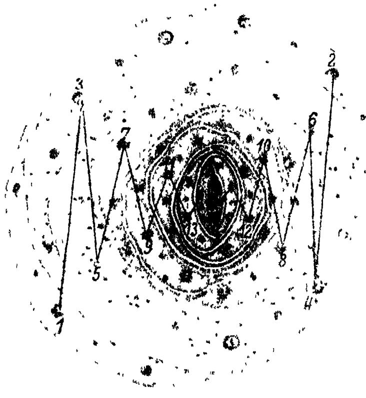
Querschnitte durch Endknospen von *Liriope Muscari*. Die Verbindung der Blattmittelpunkte jeder Blattzeile liefert Zickzackkurven. In 3 besonders klares Hervortreten der Asymmetrie der Blätter, durch schematische Eintragung des *VP* seiner Lage und Gestalt wird die diagonale Stellung der Blattpaare ersichtlich. 4–6 Querschnitt durch das Blattkonvolut ein und derselben Knospe, von oben her immer weiter gegen den *VP* zu fortschreitend.



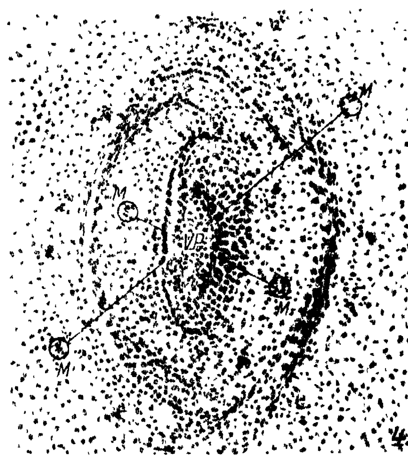
1.



2

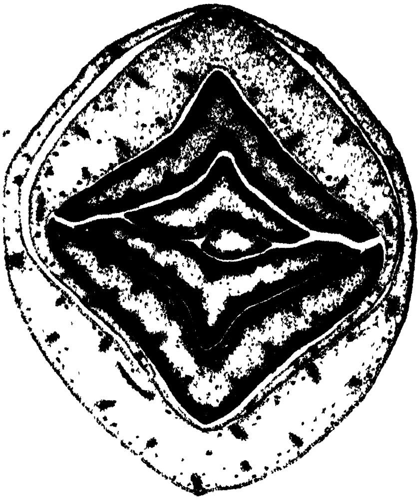


3.

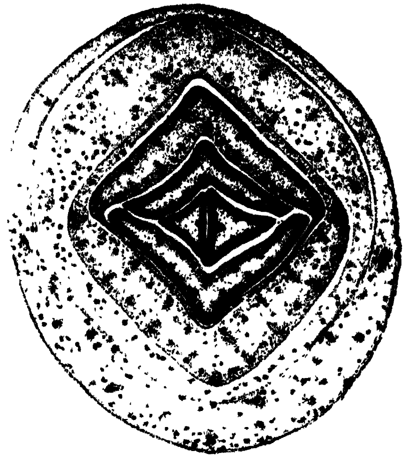


4.

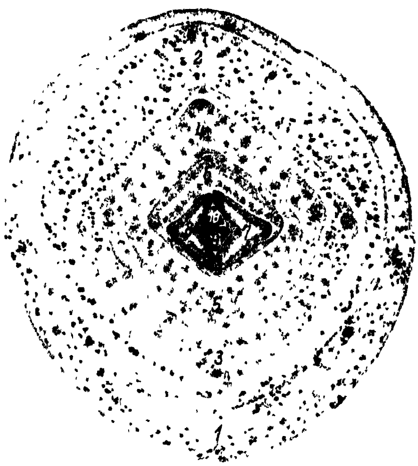
1 u. 2. Seiten- und Oberansicht einer jungen Pflanze von *Mondo japonicum*.
Blätter nach ihrer Reihenfolge von unten nach oben beziffert.
3. Querschnitt durch die Endknospe eines Haupttriebes von *Mondo japonicum*.
4. Querschnitt durch die Region des *VP* von *Liriope Muscari*.



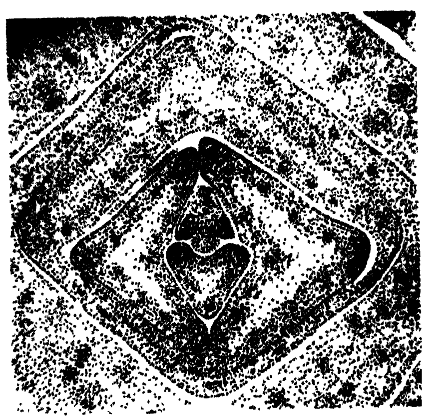
1



2



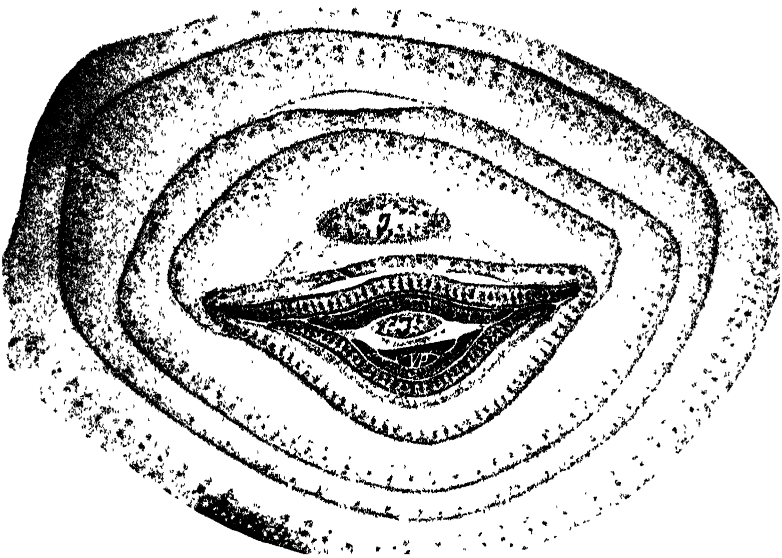
3

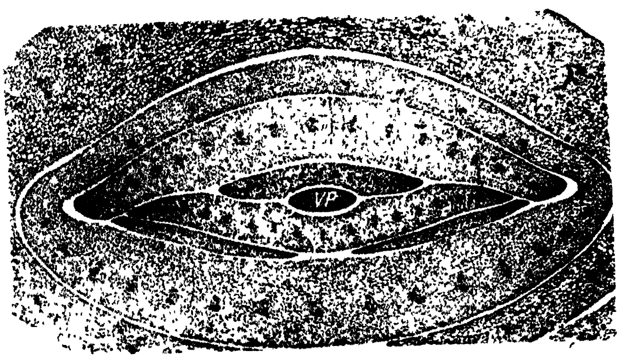


4

1–3. Querschnitte durch ein- und dieselbe ältere Keimpflanze von *Kniphofia Uvaria*, die noch 6 Blätter der distichen Anfangsstellung trägt und dann unmittelbar zu der pendelnden scheinbar dekussierten Stellung übergeht.
4. Vergrößerte Wiedergabe der Region des bilateralen *VP* der Fig. 3

Eckardt Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig





1 Querschnitt durch die innerste Partie einer Zwiebel von *Ammocharis coranica* mit *VP und 2 Blütenstandsachsen* (*J*)

2 Querschnitt durch die Region des *VP* von *Clivia nobilis*

Eckardt Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig

der neu entdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Zyklen verschiedener Maße. Flora **18** (1835) 145. — 10. Ders., Über Wuchs- und Blattstellungsverhältnisse der Gattung Najas. Sitz.-Ber. Ges. Naturf.-Freunde Berlin 18. Okt. 1864.
11. C. E. B. BREMEKAMP. Amaryllideen-Studien I u II. Ber. D. Bot Ges. **55** (1937) 401. — 12. W. BRENNER, Dioscoreaceae (Tamus communis). Lebensgeschichte d Blütenpfl. Mitteleurop. Bd I, Abt. 3, 686 (1908) — 12a. E. BUCHERER, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoreaceen. Bibl. Botan. Nr. **16**. Cassel 1889. — 13. A. P. DE CANDOLLE. Organographie der Gewächse. Übers von C FR. MEISNER, Bd. 1 u. 2, Stuttgart u Tübingen 1828. — 14. ALPH. DE CANDOLLE, Anleitung zum Studium der Botanik. Teil 1 u. 2 Übers. v Dr. AL. v. BUNGE Leipzig 1838. — 15. D. H. CAMPBELL, A morphological study of Najas and Zannichellia Proc. Calif. Acad Sc. Ser. **3**, Botany I, Nr. 1 (1897). — 16. ROB CASPARY, Die Hydrilleen (Anacharideen Endl.) Jb. wiss Bot. **1** (1858) 377.
17. A. H. CHURCH, Note on Phyllotaxis. Ann. of Bot. **15** (1901) 481. — 18. Ders., On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws. London 1904 — 19. Ders., The Principels of Phyllotaxis. Ann. of Bot **18** (1904) 227 — 20. P. A. DAVIES, Leaf arrangements in Ailanthus altissima. Amer. Journ. Bot. **24** (1937) 401. — 21. A. W. EICHLER, Blütendiagramme. Leipzig 1875—78 — 22. A. ENGLER, Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae II. Über Blattstellung und Sproßverhältnisse der Araceae. Verh. Kais Leop.-Carol D. Akad. d. Naturf. **39** (1877) 157. — 23 P. FALKENBERG, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen Stuttgart 1876 — 24. A. FREY, Geometrische Symmetriebetrachtung. Flora **120** (1925) 87. — 25. K. GOEBEL, Morphologische und biologische Bemerkungen 21 Scheinwirtel Flora **105** (1912) 71. — 26 Ders., Organographie der Pflanzen 1 Teil, 2 Aufl. Jena 1913. — 27. Ders., Organographie der Pflanzen 1. Teil, 3. Aufl Jena 1928
28 B. HACCIUS, Untersuchungen uber die Bedeutung der Distichie für das Verständnis der zerstreuten Blattstellung bei den Dikotylen. Bot. Arch **40** (1939) 58. — 29. H HARMS, Sitzungsbericht vom 20. 11 1908 (Demonstration von Dioscorea macroura). Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **51** (1909) 133. — 30. FR. HILDEBRAND, Über die Stellung der Blattspreiten bei den Arten der Gattung Haemanthus Ber. Deutsch. Bot Ges. **21** (1903) 52. — 31 M. HIRMER, Zur Losung des Problems der Blattstellungen Jena 1922. — 32 Ders., Über Schraubenstellungen im Pflanzenreich. 5 Int. Bot. Congr. Report of Proceed., 272 Cambridge 1931. — 33. Ders., Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. Planta **14** (1931) 132. — 34. Ders., Neue Untersuchungen auf dem Gebiet der Organstellungen. Ber. d. Bot Ges. **52** (1934) 26. — 35 Ders., Die Bedeutung der Limitdivergenzen im Bereich der schraubigen Organstellungen. 6. Int. Bot Congr. Proceedings, vol. II, 131. Amsterdam 1935. — 36. W HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie der Gewachse Handb. Physiol. Bot. **1**, 405, Leipzig 1868 — 37 TH. HOLM, Récherches anatomiques et morphologiques sur deux Monocotyledones submergees (Halophila Baillonii Asch. et Elodea densa Casp.). Bihang. K. Svenska Vet Akad. Handl. **9**, Nr. 13, Stockholm 1895. — 38. C. HOLTERMANN, SCHWENDENERs Vorlesungen uber mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909. — 39 TH IRMISCH, Beitrage zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. 3. Methonica virescens Knuth u M. superba Lam. Abh. Naturf. Ges. Halle **7** (1863) 196. — 40. Ders., Beiträge zur Naturgeschichte von Stratiotes aloides Flora **1865**, 81. — 41. G. v. ITERSON, Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien uber Blattstellungen. Jena 1907. — 42. R. KNUTH, Dioscoreaceae. In: A. ENGLER, Das Pflanzenreich IV, 43. Leipzig

1924. — 43. M. KUMAZAWA, Beiträge zur Kenntnis der Monokotylen. Ber. d. Bot. Ges. **41** (1923) 39. — 44. K. LINSBAUER, Über einen Fall von sekundärer Radiärstellung der Laubblätter. Österr. Bot. Zeitschr. **55** (1905) 282. — 45. P. MAGNUS, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas. Berlin 1870. — 46. E. J. MARKÖTTER, Die Lewensgeskiedenis van sekere Geslagte van die Amaryllidaceae. Ann. Univ. van Stellenbosch **14** (1936) 1. — 47. CH. MARTINS u. A. BRAVAIS, Bericht über die Arbeiten der Herren SCHIMPER und BRAUN über die spirale Stellung der blattartigen Organe. Aus: Ann. sc. nat. Sept. 1837. Übersetzt von W. G. WALPERS, Breslau 1839 in: „Über die geometrische Anordnung der Blätter und Blüthenstände von L. u. A. BRAVAIS". — 48. M. MÖBIUS, Geschichte der Botanik. Jena 1937. — 49. H. v. MOHL, Über die Symmetrie der Pflanzen (Umarbeitung einer im Jahre 1836 erschienenen Dissertation). In „Vermischte Schriften botanischen Inhalts." S. 12 ff. Tübingen 1845. — 50. N. MONTESANTOS, Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Hydrochariden. Flora **105** (1913) 1. — 51. FR. J. MÜLLER, Die Entwicklung von Vallisneria spiralis. Bot. Abhandl., hrsg. v. J. HANSTEIN, **3**, 4. Heft, 31 (1878). — 52. N. J. C. MÜLLER, Das Wachstum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Jahrb. f. wiss. Bot. **5** (1866) 247. — 53. C. NAEGELI, Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. Beitr. z. Wiss. Bot. 1. Heft. Leipzig 1858. — 54. Ders., Mechanisch-physiol. Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884. — 55. W. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. 2. Bd. (2. Aufl.). Leipzig 1904. — 56. J. H. PRIESTLEY, L. I. SCOTT u. E. C. GILLET, The development of the shoot in Alstroemeria and the unit of shoot-growth in Monocotyledons. Annals of Bot. **49** (1935) 161. — 57. C. QUEVA, Récherches sur l'Anatomie de l'Appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Thèse Lille 1894. — 58. W. RAUH, Gentiana terglouensis Hacquet, ein neuer Fall von schiefer Wirtelbildung. Ber. d. Bot. Ges. **56** (1938) 267. — 59. A. B. RENDLE, Najadaceae. A. ENGLER, Das Pflanzenreich IV, **12** (1901) 1. — 60. P. ROHRBACH, Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrochariden. Abh. Naturf. Ges. zu Halle **12** (1871) 51. — 61. E. RÜTER, Über Vorblattbildung bei Monokotylen. Flora **110** (1918) 193. — 62. JUL. SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. — 63. Ders., Geschichte der Botanik vom 16. Jahrh. bis 1860. München 1875. — 64. P. SCHENCK, Über Stratiotes aloides zur Familie der Hydrochariden gehörig. Dissert. Erlangen 1893. — 65. K. FR. SCHIMPER, Beschreibung des Symphytum Zeyheri und seiner zwei deutschen Verwandten, der S. bulbosum Schimper und S. tuberosum Jacq. Geigers Magaz. f. Pharmacie **28** (1829). — 66. E. SCHMIDT, Untersuchungen über Berberidaceen. Beih. Bot. Centralbl. **45** 2. Abt. (1929) 329. — 67. J. C. SCHOUTE, On Whorled Phyllotaxis. I. Growth Whorls. Rec. trav. botan. Néerl. **18** (1921) 184. — 68. Ders., Über die Caryophyllaceen-Dekussation (Vorläuf. Mitteil.). Ber. Deutsch. Bot. Ges. **50** (1932) 229. — 69. Ders., Rationalistic versus idealistic phyllotaxis theories. Zesde Internat. Botan. Congress, Proceed., vol. II, 137 (1935). — 70. Ders., On the phyllotaxis of the Ulmus seedling. Rec. trav. botaniques néerland. **37** (1937) 615. — 71. On Whorled Phyllotaxis. III. True and false whorls. IV. Early binding whorls. Rec. Trav. Bot. Néer. **33** (1936) 670 u. **35** (1938) 415. — 72. O. SCHÜEPP, Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. Jb. wiss. Bot. **57** (1916) 17. — 73. Ders., Zur Theorie der Blattstellung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **39** (1921) 249. — 74. Ders., Konstruktionen zur Blattstellungstheorie. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **41** (1923) 255. — 75. Ders., Wachstumsmessungen an Knospen und Vegetationspunkten. Verh. d. Naturf. Ges. Basel

34 (1923) 41. — 76. Ders., Konstruktionen zur Blattstellungstheorie II. Ber. d. Bot. Ges. **42** (1924) 322. — 77. Ders., Konstruktionen zur Theorie der symmetrischen Quirle. Jb wiss. Bot. **64** (1924) 389. — 78 Ders., Untersuchungen und Konstruktionen zur Theorie der einfachen Spiralstellung. Jb. f. wiss Bot. **68** (1928) 867. — 79. Ders., Untersuchungen zur beschreibenden und experimentellen Entw.-Gesch. von Acer Pseudoplatanus L. Jb. wiss Bot **70** (1929) 743. — 80. Ders., Untersuchungen und Konstruktionen zur Theorie d zweizeil. dorsiventralen Blattstellung. Jb wiss. Bot **80** (1934) 36. — 81 Ders., Blattstellung als geometrisches und physiologisches Problem. Zesde Internat Botan Congres. Proceedings, Vol. II. 136 (Amsterdam 1935). — 82 Ders., Untersuchungen zur Theorie der schiefen Quirle. Modelle zur Blattstellungstheorie. Jb. wiss Bot. **82** (1936) 555 — 83. K SCHUMANN, Morpholog Studien (die Familie der Najadaceae). Heft 1, 174 (1892). — 84. Ders., Najadaceae In: MARTIUS-(EICHLER-URBAN). Flora Brasiliensis vol III, part 3. Fasc. 116, 715 (1894). — 85 S. SCHWENDENER, Mechanische Theorie der Blattstellungen Leipzig 1878. — 86 Ders., Zur Theorie der Blattstellungen Sitz.-Ber Kgl. Preuß. Akad. d Wiss. zu Berlin, phys.-math Klasse 32, 1 (1883). — 87. Ders., Zur Theorie der Blattstellungen. Sitz.-Ber. Kgl. Preuß Akad d. Wiss. Berlin, Gesamtsitz **25** (1901) 1 — 88. A SEYBOLD, Über die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blatter. GOEBELS Botan. Abhandl Heft 6, Jena 1925. — 89 R STERCKX, Contribution a l'anatomie des Renonculacées. La tribu des Clematidées. Arch. Inst Bot Liége **1**, 1897 — 90. K SUESSENGUTH, Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotylen. Beih. Bot Centrbl. **38** (1920) 1 Abt II — 91 W. TROLL, Zur Morphologie und Biologie von Enhalus acoroides (Linn f) Rich. (Botan. Mitteil aus den Tropen II) Flora **215** (1931) 427 — 92. Ders., Vgl Morph d hoh Pflanzen, Bd I, Teil 1. Berlin 1927. — 92a Ders., Vergl Morph d. hoh Pflanzen, Bd I, Teil 2 Berlin 1939 — 93. Ders., Über die zerstreute Blattstellung bei Dikotylen Chronica Botan **4** (1938) 39. — 94. R. v VEH, Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem Flora **125** (1931) 83 — 95. A WEISSE, Zur Frage der spiraligen Blattstellungen Ber D. Bot Ges **53** (1935) 438 — 96. M WICHURA, Beitrage zur Lehre von der Blatt- und Knospenstellung. Flora **31** (1846) 225 — 97. H WINKLER, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. I Jb wiss. Bot **36** (1901) 1; II Jb. **38** (1903) 501. — 99. W ZIMMERMANN, Die phylogenetische Herkunft der gegenständigen und wirteligen Blattstellung (Unters z. Gesamtphylogenie der Angiospermen II). Jb wiss. Bot **81** (1935) 239 — 100. Ders., Besprechung von J C SCHOUTE, On whorled phyllotaxis III u IV Zeitschr f Bot **33** (1938) 224.

Mikroskopische Veränderungen der Holzstruktur durch mechanische Beanspruchung, insbesondere bei der Schnittanfertigung

Von Josef Kisser, Wien

Mit 23 Textabbildungen

Inhaltsübersicht

Einleitung

An Hölzern, die in der Praxis starken mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt oder einem mit solchen verbundenen Veredelungsprozeß unterworfen werden, zeigen sich vielfach sehr charakteristische Änderungen des mikroskopischen Strukturbildes. Solche können auch bei der Schnittanfertigung von Hölzern für

mikroskopische Zwecke auftreten, die ja ebenfalls mit einer mechanischen Materialbeanspruchung verbunden ist; ihr Ausmaß hängt von der Härte des Holzes, der Schärfe des Messers, der Größe von Anstell- und Schnittwinkel und schließlich der Schnittdicke ab. Da die verholzte Zellwand weder in chemischer noch physikalischer Hinsicht homogen ist, sondern verschiedene Substanzen in bestimmter räumlicher Anordnung enthält, ist zu erwarten, daß die bei starker mechanischer Inanspruchnahme auftretenden Deformierungen in Beziehung zur Membranstruktur stehen und gleichzeitig Orte des geringsten Widerstandes anzeigen. Daraus lassen sich wertvolle Schlüsse über die mechanischen Eigenschaften der einzelnen Wandsubstanzen und Wandschichten ableiten, deren genaue Kenntnis für jeden Holzanatomen und nicht zuletzt auch für die Materialprüfung wichtig ist.

Bei den folgenden Ausführungen kann ich mich unter anderem auf viele eigene, teils bereits veröffentlichte, teils noch unveröffentlichte Untersuchungen, Erfahrungen und Beobachtungen stützen, ferner auf Untersuchungen der letzten Zeit, die ich insbesondere im Hinblick auf kritische Bemerkungen von Frey-Wyssling (1938 a) über die seinerzeit von mir entwickelte Dampfmethode (Kisser 1926 a, b) durchgeführt habe. Manche in diesem Zusammenhang nur kurz gestreifte Fragen werden an anderer Stelle noch eine ausführlichere Behandlung erfahren.

Da die meisten Holzproben sowohl vor der Schnittanfertigung als auch vor der Vornahme technischer Veredelungsprozesse erweicht werden müssen, ist zunächst zu prüfen, ob nicht durch die Erweichungsprozesse an sich schon nachweisbare Veränderungen an den Zellwänden stattfinden, bzw. durch sie begünstigt werden.

Die Erweichungsmethoden für Holz und ihre Wirkungsweise

Die Härte und Sprödigkeit des lufttrockenen Holzes wird in der Praxis, wie etwa bei der Herstellung von gemesserten Fournieren, beim Biegen des Holzes, beim Lignostone-Prozeß, bei der Relief-Pressung u. dgl. durch das Dämpfen überwunden. Die Holzfasern quellen dabei bis zum Fasersättigungspunkt auf und das Holz wird bildsamer. Auch bei der Arbeit am Mikrotom hat sich gezeigt, daß Schnitte, besonders Querschnitte von lufttrockenen Hölzern den Anforderungen nicht immer entsprechen, da sie häufig Gefügezerstörungen und Zelldeformierungen aufweisen; auch werden die Messer stark in Anspruch genommen. Es wurden daher im Laufe der Zeit verschiedene Methoden ausgearbeitet, um Hölzer zu

erweichen und in einen gut schneidbaren Zustand zu bringen. Diese Methoden lassen sich grundsätzlich in zwei Gruppen zusammenfassen (Kisser 1931 a). Bei den „physikalischen“ Methoden wird der entquollenen Zellwand wieder Wasser zugeführt, bei den „chemischen“ wirken außerdem noch chemische Agentien auf die Wandsubstanzen ein

Die chemischen Erweichungsmethoden

Derzeit stehen folgende chemische Erweichungsmethoden zur Verfügung:

1. Chlordioxyd oder Wasserstoffsuperoxyd Durch diese wie überhaupt durch alle starken Oxydationsmittel wird je nach der Einwirkungsdauer das Lignin teilweise oder gänzlich zerstört, die Zellulose in Oxyzellulose umgewandelt.

2. Karbolsäure (Kisser 1934). Ihre nähere Wirkung auf die Zellwand ist derzeit noch nicht bekannt, doch dürfte deren Erweichung wohl mit der weitgehenden Herauslösung des Lignins zusammenhängen (siehe die diesbezügliche Literatur bei Hess 1928).

3. Fluorwasserstoffsäure. Nach Plowman (1904) und auch Jeffrey (1917) wirkt sie durch die Entfernung störender Mineralsubstanzen, vor allem der Kieselsäure, was aber sicher nicht die Hauptsache ist (Kisser 1932): denn nach Niesemann (1927) werden gewisse Hölzer durch längere Flußsäure-Behandlung so weich, daß sie zwischen den Fingern zerrieben werden können. Die Veränderungen müssen sich daher auch auf die organischen Membranstoffe erstrecken. Harlow (1928) sieht in der stattfindenden Erweichung eine Folge der Veränderung des Lignins. Wie aber dann Kerr (1934) gezeigt hat, beruht die Erweichung in erster Linie auf Veränderungen der Zellulose und ihrer teilweisen Umwandlung in Hydrozellulose, meiner Meinung nach aber eher auf einer teilweisen weitgehenden Hydrolyse.

4. Eines der interessantesten Erweichungsverfahren stammt von Jeffrey (1928). Er konnte durch mehrstündige Erhitzung von Holz in 95% Alkohol unter Druck bei 160° C eine tiefgreifende Erweichung erzielen. Weniger günstig wirkt 70% oder 50% Alkohol. am ungünstigsten reines Wasser, in dem oft extrem starke Quellungen auftreten, durch die das Material bröckelig wird[1]). Aus

[1]) Durch 6stündiges Erhitzen von Präparaten in Wasser in zugeschmolzenen Glasröhrchen bei 125° C oder kürzeres Erhitzen bei 150° C erhielt van Wisselingh (1924) von verschiedenen Geweben sehr reine Zelluloseskelette. Aus seiner Darlegung ist nicht ersichtlich, ob er in dieser Weise auch verholzte Gewebe behandelte Nach den oben angeführten Ergebnissen von Kleinert und Tayenthal dürfte aber kaum mehr native Zellulose vorliegen

chemischen Untersuchungen von KLEINERT und TAYENTHAL (1931) die Hölzer unter Druck bei etwa 180° C durch mehrere Stunden mit abs. Alkohol, 50% Alkohol und Wasser behandelten, geht hervor, daß durch die Behandlung mit Wasser aus Fichtenholz fast kein Lignin gelöst, aber die Zellulose vermindert wird; dagegen wird bei Buchenholz ein größerer Teil des Lignins in einen bei der nachfolgenden Alkohol-Extraktion löslichen Zustand übergeführt. Durch 50% Alkohol wird die Zellulose nur wenig angegriffen, das Lignin aber zum größten Teil extrahiert. Abs. Alkohol löst nur wenig Lignin, die Zellulose wird nicht geschädigt. Die ungünstigen Erfahrungen von JEFFREY mit Wasser oder 50—70% Alkohol erklären sich somit durch den teilweisen Zelluloseabbau, bzw. die Herauslösung des Lignins. Der von ihm benutzte 95% Alkohol löst nur wenig Lignin, doch reicht dies anscheinend aus, um das Holz wesentlich weicher zu machen, da er vermutlich auf den Ligninanteil quellend wirkt. Die von mir erzielte Erweichung mittels Azeton unter Druck bei 75° C (KISSER 1931 a) scheint auf denselben Voraussetzungen zu beruhen.

Abschließend kann demnach gesagt werden, daß die Membransubstanzen durch die chemischen Erweichungsmethoden tiefgreifende Veränderungen erfahren, durch die allerdings das grobe morphologische Strukturbild nicht verändert werden muß.

Die physikalischen Erweichungsmethoden

Wesen und Wirkung

Wird lufttrockenes Holz mit Wasser in Berührung gebracht, so nehmen die Zellwände so lange Wasser auf, bis ihre Sättigung erreicht ist. Das gequollene Holz ist wesentlich weicher und daher besser schneidbar als das lufttrockene. Durch nachträgliche Behandlung mit verschieden konzentriertem Alkohol oder mit einem Wasser-Alkohol-Glycerin-Gemisch wechselnder Zusammensetzung kann dann der Quellungszustand verändert und den Erfordernissen bei der Schnittanfertigung angepaßt werden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß durch die Behandlung eines Holzes mit Wasser von Zimmertemperatur weder die Struktur noch der Chemismus verändert wird. Vergleicht man aber die Schneidefähigkeit einerseits von grünem, andererseits von lufttrockenem und nachträglich durch Einlegen in Wasser wieder erweichtem Holz, so ist die des ersteren entschieden vorzuziehen. Bei den verschiedensten Hölzern konnte ich dies immer wieder feststellen und wo es daher möglich ist, verwende ich lieber grünes als aufgeweichtes Holz. Bei der

Austrocknung von grünem Holz scheinen demnach gewisse irreversible Veränderungen an den Membransubstanzen vor sich zu gehen, deren Natur vorderhand allerdings noch nicht restlos geklärt ist. Es dürften dabei chemische, vor allem aber kolloidchemische Veränderungen stattfinden (vgl. die Behandlung dieser Frage bei Trendelenburg 1939, S. 249). Solche Veränderungen nimmt auch Frey-Wyssling (1938 a) zur Erklärung der Tatsache an, daß lufttrockenes Holz beim Dämpfen nicht mehr so viel Wasser aufnimmt wie in grünem Holz enthalten war. Die bekannte Tatsache, daß quellbare Körper nach einmaliger scharfer Trocknung nicht mehr so viel Quellwasser aufzunehmen vermögen als vorher (siehe die Ausführungen von Katz in: Hess 1928) gilt eben auch für das Holz.

Durch das Zusammenwirken von Wasser und höherer Temperatur kann die Erweichung wesentlich beschleunigt und infolge der dabei stattfindenden stärkeren Quellung auch wesentlich verstärkt werden. Deshalb wird das Erweichen von Hölzern durch Kochen in Wasser oder Behandlung mit Wasserdampf ganz allgemein bei holzanatomischen Untersuchungen verwendet. Dieses Verfahren ist einfach und liefert Schnitte von für die meisten Zwecke ausreichender Feinheit. In letzter Zeit hat Bailey (1937) auf dieses Verfahren wieder hingewiesen.

Die durch die Einwirkung von kochendem Wasser oder heißem Wasserdampf erzielte Erweichung geht beim Erkalten wieder zurück, was sich bei der Präparation sehr harter Hölzer nachteilig auswirkt. Es war daher naheliegend, die hohe Temperatur auch während der Schnittanfertigung zu erhalten. Praktisch läßt sich dies durch ständiges Berieseln der am Mikrotom eingespannten Holzstücke mit warmem oder heißem Wasser oder mit Hilfe der Dampfmethode (Kisser 1926 a, b) erreichen, bei der direkt im Dampfstrom geschnitten wird. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den hier genannten Verfahren besteht nicht, denn in allen Fällen wird entweder vor oder während des Schneidens das Holz bei erhöhter Temperatur mit Wasser behandelt, wobei die Temperatur aber auf keinen Fall 100° C übersteigt. Treten bei dieser Temperatur irgendwelche Veränderungen am Holze auf, so müßten sie sich bei den genannten Behandlungsarten in gleicher Weise auswirken. Nach den bisherigen Erfahrungen (van Wisselingh 1925, Hägglund 1939) erfährt aber beim Kochen von Holz in Wasser die Zellulose keine oder nur geringfügige Veränderungen und das gleiche gilt für das Lignin. Auch die in reichlicher Menge

Ca-Pektat enthaltende zusammengesetzte Mittellamelle wird durch reines kochendes Wasser weder in ihrem Aussehen noch in ihrem Verhalten z. B. gegen Rutheniumrot verändert.

Reversible oder irreversible Membranquellung?

Auf die Frage, ob durch die Behandlung von Holz mit kochendem Wasser oder strömendem Wasserdampf nicht unnatürliche Verquellungen an einzelnen Membranschichten auftreten und ob Schnitte von solchem Holz ein naturgetreues Bild der anatomischen Verhältnisse geben, ist hier noch näher einzugehen, da sich bei Frey-Wyssling (1938 a) überraschenderweise eine sehr abfällige Kritik über die Dampfmethode findet: „Nach unserer Erfahrung ist diese Methode jedoch ungeeignet, um naturgetreue Schnitte von harten Hölzern zu erhalten, da die Holzfasern stark aufquellen und gegeneinander verschiebbar werden, so daß die Schnitte zum Teil ein verzerrtes Bild aufweisen oder in ihre einzelnen Teile zerfallen. Dagegen ist dieses Verfahren offenbar ausgezeichnet dazu geeignet, die Veränderungen des anatomischen Bildes im Dampfstrom zu demonstrieren. Die Holzfasern quellen mächtig auf, was vor allem in ihrem Lumen ersichtlich ist, dessen ursprünglich kreisrunder Querschnitt in eine gewellte oder gar gebrochene Linie mit einspringenden Winkeln verwandelt erscheint. Die Gefäße werden eingedellt und in kleinerem Maße zeigt auch das Markstrahlparenchym Einbuchtungen. Der Zusammenhalt der Zellen ist gelockert, so daß hier und da die Gefäße ganz eingedrückt werden."

Ich habe im Laufe der Jahre unzählige Holzproben nach vorhergehendem Kochen oder unter Dampf geschnitten und untersucht, konnte aber keine Veränderungen finden, die gegen die Brauchbarkeit gerade der schonenden physikalischen Erweichungsmethoden gesprochen hätten[1]). Die von Frey-Wyssling namhaft gemachten Veränderungen sind mir allerdings sehr wohl bekannt, sie hängen aber nur zum geringen Teil mit der Dampfmethode unmittelbar zusammen. Um solche Irrtümer in Hinkunft zu vermeiden, ist ihre restlose Klarstellung im Interesse holzanatomischer

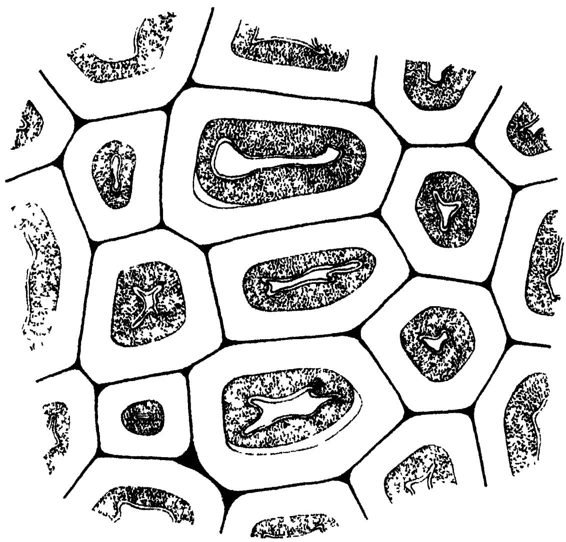
[1]) Dies geht klar und deutlich auch aus Mikrophotos von nach der Dampfmethode hergestellten Schnitten hervor, die ich an verschiedenen Stellen veröffentlicht habe. Es erübrigt sich daher, hier nochmals Bilder zu bringen. Ich verweise auf: Diospyros ebenus, Querschnitt, 10 μ (Kisser 1928 a, Taf. II/1. 1932, Taf. IV/12), Cocos nucifera, 6 μ (1928 a, Taf II/2), Bambusa sp., 10 μ (1928 a, Taf. II/3, 4, 1932, Taf. IV/11) Abbildungen von Schnitten durch Hölzer, die vor der Schnittanfertigung längere Zeit gekocht wurden, finden sich ebenfalls bei Kisser 1928 a. 1932 und besonders 1931 b).

Untersuchungen wichtig. Ruft Erhitzung von Holz in Wasser auf 100° C irreversible Veränderungen hervor, so muß sich vor dem Schneiden gekochtes oder während des Schneidens mit Dampf behandeltes Material übereinstimmend verhalten. Handelt es sich aber um reversible Veränderungen, die nur während der Dauer der Erhitzung in Erscheinung treten, so sind sie für vorher gekochtes Material gegenstandslos, da dieses zur Zeit der Schnittanfertigung bereits wieder erkaltet ist. Bei Verwendung der Dampfmethode würde aber die Schnittanfertigung gerade während der thermischen Veränderung erfolgen. Sind in diesem Zeitpunkt die Holzfasern tatsächlich infolge eines Plastisch-werdens der Mittellamellen gegeneinander verschiebbar, so wäre dies dann sicherlich nicht ohne Einfluß auf die Qualität der Schnitte

Werden von einem lufttrockenen und dann vor dem Schneiden längere Zeit in Wasser gekochtem Nadelholz Querschnitte angefertigt und in Wasser untersucht, so zeigt sich, daß durch das Kochen eine stärkere Membranquellung stattgefunden hat, als wenn das Holz vor der Schnittanfertigung einfach in Wasser von Zimmertemperatur verweilt hatte. Nach Trocknung der Schnitte oder nach Alkoholbehandlung entquellen die Wände und die Lumina nehmen wieder jene Form und Größe an, die sie ursprünglich vor der Behandlung hatten. Das gleiche gilt für unter Dampf hergestellte Schnitte. Kochen eines Nadelholzes in Wasser bedingt somit eine stärkere Aufquellung der Wandungen, die bei Aufbewahrung der Schnitte in Wasser zum Teil erhalten bleibt, nach Trocknung oder Alkoholbehandlung aber wieder verschwindet[1]). Damit steht in Einklang, daß gefärbte und in ein Harz eingeschlossene Nadelholzschnitte nach Vornahme einer physikalischen Erweichungsmethode niemals unnatürliche Verquellungen der Membranen aufweisen.

[1]) In diesem Zusammenhang sei bemerkt, daß LOMMATZSCH (1939) mit Hilfe von Diazobraun G bei Fichtenholz, das einerseits 2 Tage in kaltem Wasser eingeweicht, andererseits 2 Stunden in Wasser gekocht und dann 2 Tage in diesem erkalteten Wasser aufbewahrt wurde, keine Dichteunterschiede und somit auch keine unterschiedliche Quellung feststellen konnte; in beiden Fällen färbten sich die Wände gelbstichig braun. Allerdings sind die Farbenreaktionen mit substantiven Farbstoffen nicht so empfindlich, als daß sie Dichteunterschiede innerhalb eines gewissen engen Spielraumes anzeigen könnten. Dagegen zeigten sich Farbdifferenzen nach 1stündigem Kochen des Holzes in Wasser im Autoklaven bei 2 atü (braun-orangerotstichig) und noch mehr nach 3stündigem Kochen (braunweinrotstichig). Dabei ist entweder rein physikalisch eine stärkere Quellung erfolgt oder es sind gewisse Substanzen, die nunmehr die Einlagerung niedriger disperser Komponenten ermöglichen, herausgelöst worden.

Frey-Wyssling hat Beobachtungen an Buchenholz zum Anlaß einer generellen Ablehnung der Dampfmethode genommen; ich habe daher auch solches untersucht. Auch hier erfolgt verstärkte Membranquellung bei höherer Temperatur und Rückgang beim Trocknen oder nach Alkoholbehandlung. Es zeigt sich aber ferner, daß die von Frey-Wyssling beschriebene und in Fig. 6 dargestellte starke Aufquellung der sekundären Membranen der Holzfasern und die damit zusammenhängende unregelmäßige Begrenzung der



Lumina, ferner die Eindellung der Gefäße durch die anliegenden Holzfasern keineswegs eine allgemeine Erscheinung beim Buchenholz ist und auch nicht nur auf unter Dampf hergestellte Schnitte beschränkt ist. Ich fand sie sowohl an Schnitten von vorher in Wasser gekochten Holzstücken als auch an unter Dampf hergestellten Schnitten und schließlich auch an trocken angefertigten und nachträglich in Wasser gekochten Schnitten, aber stets nur in den äußeren Bereichen des Frühholzes, niemals aber im Spätholz. Werden solche Schnitte getrocknet oder mittels Alkohol entwässert so geht die starke Membranquellung wohl zurück, aber eine gewisse Unregelmäßigkeit der Lumenbegrenzung bleibt erhalten. Da es sich hier, wie wir sehen, nur um eine lokale Erscheinung an Buchenholzschnitten handelt, die aber von Frey-Wyssling verallgemeinert wurde, so fallen damit auch die darauf basierenden Schlußfolgerungen.

In gewissen Fällen allerdings kann vorhergehendes Kochen des Holzes oder Schneiden unter Dampf mit sehr weitgehenden irreversiblen morphologischen Veränderungen verbunden sein. So verquellen bei manchen Hölzern die inneren Schichten der sekundären Wand (tertiäre Wand) einzelner oder zahlreicher Holzfasern oft sehr stark; ihre Lumina erhalten eine sehr unregelmäßige Begrenzung oder werden völlig zum Verschwinden gebracht. Sehr schön läßt sich dies z. B. am Holze von Laburnum vulgare verfolgen. Bei der Trocknung oder der Entwässerung der Schnitte mittels Alkohol ziehen sich die aufgequollenen Membranmassen zusammen und heben sich dabei mancherorts von den festen Wandschichten ab. Die Mächtigkeit der stark verquellenden Schichten ist bei den einzelnen Holzarten und auch hier wiederum bei den einzelnen Fasern recht verschieden. Fig. 1 zeigt Querschnitte durch Fasern von Laburnum vulgare, bei denen die inneren verquellenden Schichten (in der Fig. punktiert) mächtig entwickelt sind, während sie im Holze von Laurus nobilis (Fig. 2) wesentlich zarter erscheinen. In beiden Fällen wurden die Schnitte zuerst in Wasser aufgekocht und dann in Alkohol übertragen. Starke Verquellungen an den inneren Schichten der Holzfasern fand ich ferner z. B. an unter Dampf hergestellten Schnitten von Centrolobium robustum oder an vor dem Schneiden gekochtem Material von Celtis australis, Ulmus campestris, Prunus cerasus u. a. Allem Anschein nach handelt es sich bei den verquellenden Wandschichten um Hemizellulosen (Gallertschicht von Sanio 1863) und je nachdem, ob gleichzeitig auch Zellulose und Holzsubstanz zugegen ist, ist die Verquellung stärker oder schwächer. Auch beim Buchenholz scheint die stärkere Aufquellung der Wandungen einzelner Fasern mit ihrem Gehalt an Hemizellulosen zusammenzuhängen. Im übrigen bemerkt schon Sanio (1863), daß sich die weiche Gallertschicht sehr leicht beim Schneiden von den sekundären Verdickungsschichten, denen sie nur lose anhängt,

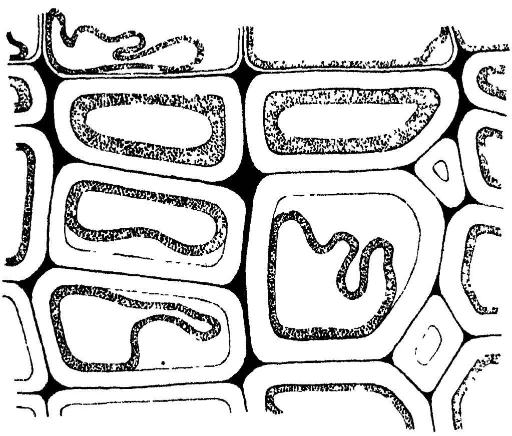


Fig. 2

ablöst und dann als lose unregelmäßig gefaltete Membran im Zelllumen zu finden ist. Auf keinen Fall aber findet eine unnatürliche Verquellung an den aus Zellulose und Lignin allein bestehenden sekundären Wandschichten statt, wovon man sich an jedem beliebigen Holz jederzeit leicht überzeugen kann. Ihre Quellung ist reversibel.

Führt Dämpfen des Holzes zu einer erhöhten Plastizität der Wandschichten?

Allgemeine und methodische Vorbemerkungen

Bei der Anfertigung von Schnitten unter Dampf sollen nach FREY-WYSSLING (1938 a) die Holzfasern infolge erhöhter Plastizität der zusammengesetzten Mittellamellen gegeneinander verschiebbar werden. Die technischen Eigenschaften des Werkstoffes Holz würden also durch diese Behandlung eine grundlegende Änderung erfahren. Ein objektiver Beweis wurde dafür allerdings nicht erbracht. Es war daher zunächst eine Methode notwendig, welche den exakten Nachweis allfälliger Plastizitätsänderungen der einzelnen Wandschichten und der Verschieblichkeit der Holzfasern unter verschiedenen Bedingungen gestattet. Die von mir zu diesem Zwecke ausgearbeitete Methode baut sich auf folgender Grundlage auf. Wird zur Herstellung von Holzquerschnitten ein Messer mit lokalen Unschärfen der Schneide benutzt, so hinterlassen diese an den Schnitten feine Streifen, die parallel zur Schnittrichtung verlaufen. An den unscharfen Stellen wird eben das Holz nicht glatt durchschnitten, sondern aufgerauht. Da die Führung des Messerschlittens zwangsläufig in einer geraden Schlittenbahn erfolgt, legt jeder Punkt der Schneide bei der Vorwärtsbewegung des Messers einen geradelinigen Weg zurück. Verwendet man nun ein Messer, das nicht einzelne lokale, sondern zahlreiche knapp nebeneinanderliegende Unschärfen besitzt, so kann die Schnittfläche mit einem dichten, parallel verlaufenden Streifensystem überzogen werden. Ohne Beeinträchtigung der Schärfe läßt sich dies durch Behandlung der Schneide mit einem scharfen Schleifmittel (KISSER 1926 c) erreichen. Die an der Schneide erzeugte Zähnung soll nicht zu fein sein, da sich sonst die Streifen in ihrem ganzen Verlaufe nicht leicht überblicken lassen. Die Messer wurden daher auf einem gelben belgischen Stein unter Befeuchtung mit Petroleum geschliffen und dann sofort, ohne sie auf dem Riemen abzuziehen, zum Schneiden verwendet.

Die sekundären Wandschichten

Nach den vorstehenden Ausführungen sollten die am Schnitt vorhandenen Streifen geradlinig verlaufen. Dies trifft wohl im Wesen für den ganzen Schnitt zu, nicht aber für die einzelne Zelle, innerhalb der sie mehr oder minder stark bogig gekrümmt sind. Dies hatten KISSER und LOHWAG 1937 in anderem Zusammenhang bereits an Tannenholz festgestellt. Sie führten dies darauf zurück, daß die Schnittanfertigung unter Befeuchtung mit Alkohol vorgenommen wurde, was eine weitgehende Entquellung der Wandsubstanzen zur Folge hatte, die dann bei der mikroskopischen Un-

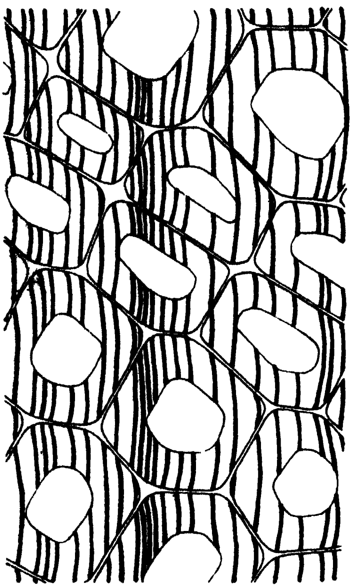


Fig. 3

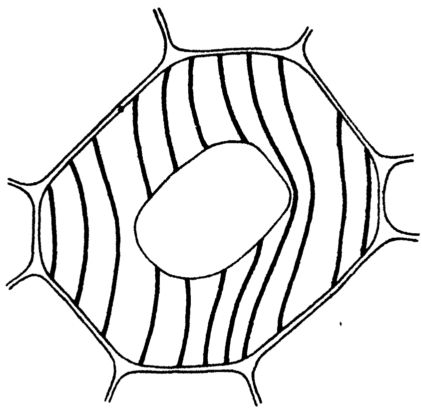


Fig. 4

tersuchung der Schnitte in Wasser wieder aufquollen. Ein bogiger Verlauf der Messerspuren an den Wänden jeder Zelle tritt demnach anscheinend dann ein, wenn die quellende Wirkung der Untersuchungsflüssigkeit und der zum Befeuchten von Messer und Objekt während des Schneidens verwendeten Flüssigkeit verschieden ist. Eine wichtige Rolle spielt dabei aber auch die elastische Dehnbarkeit der Membransubstanzen.

An trocken hergestellten und in Luft[1]) untersuchten Schnitten von Fichtenholz verlaufen die Streifen innerhalb der sekundären

[1]) Bei Untersuchung in Luft lassen sich die Streifen nicht immer mit der nötigen Deutlichkeit verfolgen. Man legt daher zweckmäßig die Schnitte in eine wasserfreie Flüssigkeit mit niedrigem Brechungsindex ein, z. B. in wasserfreien Azeton. In stark lichtbrechenden Medien verschwinden die feinen Streifen fast vollständig; das ist auch der Grund, warum man von ihnen in Canada-Balsam-Präparaten kaum etwas sieht, auch wenn sie in größerer Menge vorhanden sind.

Wandschichten der einzelnen Zellen schwach bogig gekrümmt (Fig. 3), wobei die Konvexseite dem Messer zugewendet, die Konkavseite vom Messer abgewendet ist. Dieser Verlauf kann nur durch ein, wenn auch geringes elastisches Nachgeben der Wandungen unter dem Drucke des Messers bedingt sein; denn bei einem ausgesprochen spröden Material müßten die Streifen gerade verlaufen. Werden Schnitte von grünem Fichtenholz unter Wasserbefeuchtung geschnitten und in reinem Wasser mikroskopiert, so zeigt sich im

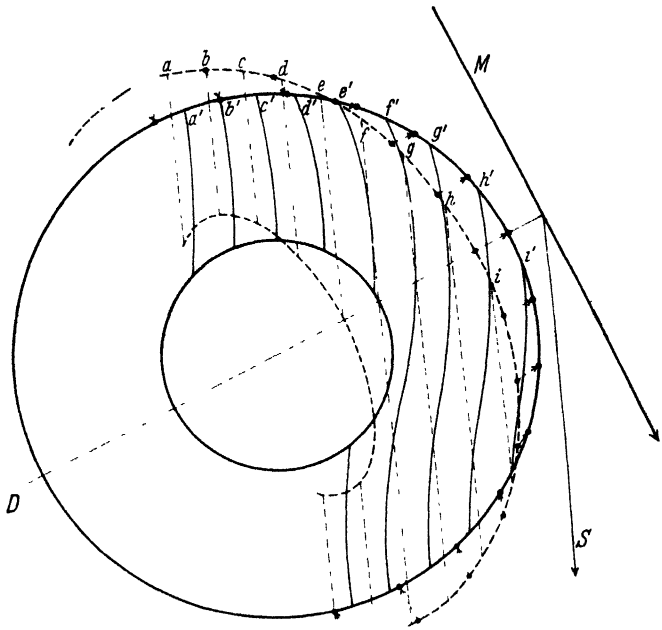


Fig. 5

Wesen das gleiche Bild, aber der bogige Verlauf der Streifen ist jetzt ganz wesentlich stärker (Fig. 4). Da durch den steten Kontakt der Schnitte mit Wasser von Zimmertemperatur von der Schnittanfertigung bis zur Untersuchung Änderungen des Ausmaßes der Membranquellung nicht eintreten konnten, muß die aufgequollene Membran viel stärker elastisch dehnbar sein als die trockene. Der bogige Verlauf der Streifen hängt offensichtlich damit zusammen, daß die einzelnen Zellen beim Durchschneiden eine vorübergehende Veränderung ihrer Querschnittsform erfahren, die nach dem Durchtritt des Messers wieder elastisch zurückgeht. Die hierbei stattfindenden Formänderungen lassen sich an elastischen Hohlzylindern.

etwa einem derben hohlen Pflanzenstengel oder einem derben Gummischlauch, leicht näher verfolgen (Fig. 5). Das Messer M wird in der Schnittrichtung S vorwärtsbewegt. Trifft es auf das durchzuschneidende Material auf, so setzt dieses dem Eintritt der Schneide einen Widerstand entgegen; zu dessen Überwindung ist eine gewisse Kraft D notwendig, die senkrecht auf die Schneide wirkt. Ist das Material hart und spröde und daher nur wenig nachgiebig, so wird es vor der Schneide nur wenig zusammengepreßt, die Schneide tritt ohne nennenswerte Materialzusammenpressung sofort schneidend ein (Kisser 1930). Bei einem plastischen Material verursacht der Messerdruck bleibende Formänderungen von Stück und Schnitt. Ein elastisches Material aber wird infolge des sich vor der Schneide bildenden Materialwulstes zunächst zusammengedrückt, es erfolgt ein einseitige Abplattung. Ich will die Flanke, an der unter dem Drucke des Messers die Abplattung erfolgt, im folgenden kurz als „Druckflanke" bezeichnen. Sobald das Messer den peripheren Materialmantel durchtrennt hat und in die zentrale Höhlung eingetreten ist, kehrt das durchtrennte Material wieder elastisch in die Ausgangslage zurück und die kreisförmige Querschnittsform ist an dieser Flanke wieder hergestellt. Erfolgt die Schnittabtragung mit einem Messer mit gezähnter Schneide, so hinterlassen die Zähne auf dem elastisch deformierten Material parallel zur Schnittrichtung S verlaufende Streifen (a—i). Bei Rückkehr des Materials nach erfolgter Durchtrennung in die Ausgangslage bewegen sich die einzelnen Punkte in ganz bestimmter Richtung (in der Fig. an der Peripherie durch Pfeile gekennzeichnet) zurück, Lage und Verlauf der Streifen erleiden dadurch eine wesentliche Veränderung (a′—i′). Sie sind nicht mehr gerade, sondern mehr oder minder bogig gekrümmt und wenden ihre Konvexseite dem Messer zu.

Wird der Schnitt weiter geführt, so drückt das Messer weiterhin auf das Material und schiebt es vor sich her; es wird in der Druckrichtung D (Fig. 6) elastisch gedehnt. Die Zugwirkung ist an der Flanke des Messeraustrittes, die kurz als „Zugflanke" bezeichnet werden soll, so groß, daß peripher gelagerte harte Gewebe (subepidermale Kollenchym- oder Sklerenchymstränge) leicht herausgerissen werden können. Die durch eine gezähnte Schneide auf dem gedehnten Material hervorgerufenen Streifen a—h nehmen nach dem Austritt des Messers und der elastischen Rückkehr des Materials in die Ausgangslage nunmehr die Stellung a′—h′ ein.

Entsprechend den an der Peripherie durch Pfeile gekennzeichneten Verschiebungsrichtungen der einzelnen Punkte verlaufen die Streifen jetzt ebenfalls nicht mehr gerade, sondern gekrümmt: die Konvexseite ist wiederum dem Messer zugewendet.

Einen ganz analogen Streifenverlauf finden wir ja auch an Querschnitten von Fichtenholz an den Wandungen der einzelnen Tracheiden. Bei grünem Holz (Fig 4) sind sie, entsprechend der

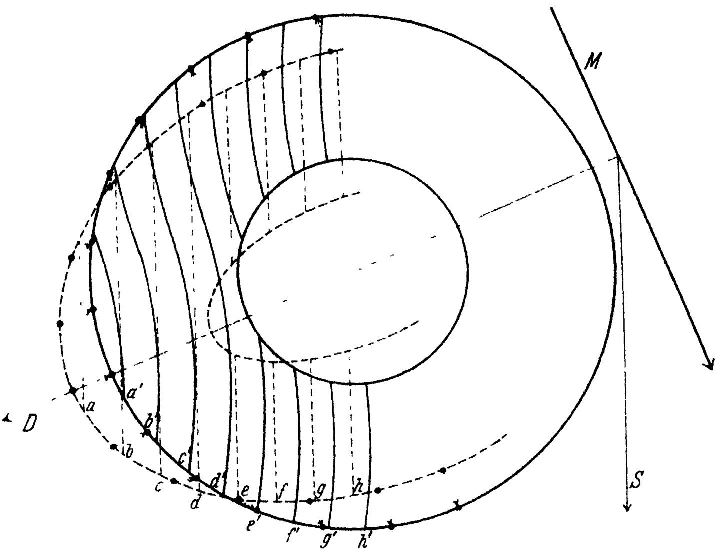


Fig 6

ausgeprägten elastischen Dehnbarkeit der Wandschichten, stark bogig gekrümmt, bei lufttrockenem Holz, das weit weniger elastisch deformierbar ist, sind die Krümmungen der Streifen daher auch nur schwach, oft nur angedeutet (Fig. 3).

Mit Hilfe dieser Methode, die ich kurz als „Streifenmethode" bezeichnen möchte, habe ich Holz nach verschiedener Vorbehandlung geschnitten und die Schnitte dann in verschiedenen Untersuchungsflüssigkeiten untersucht. Es hat sich dabei gezeigt, daß diese Methode nicht nur Aufschluß über Quellungs- und Entquellungsvorgänge an den Wandschichten gibt, sondern vor allem auch die Feststellung auffälliger Veränderungen der elastischen oder plastischen Eigenschaften der Zellwände nach dieser oder jener Behandlungsart gestattet.

1. Werden lufttrocken hergestellte Querschnitte von Fichtenholz in Wasser von Zimmertemperatur eingelegt, so quellen die Trache-

idenwände auf. Die aufquellenden Wandschichten schieben sich dabei gegen das Lumen vor und verkleinern es. Die Folge davon ist, daß die ursprünglich nur ganz schwach bogig verlaufenden Streifen (Fig. 3) ihr Aussehen ändern. An der Zugflanke wird die Krümmung verstärkt, an der Druckflanke werden die dem Lumen genäherten Streifen zumindest in ihrem mittleren Teil konkav.

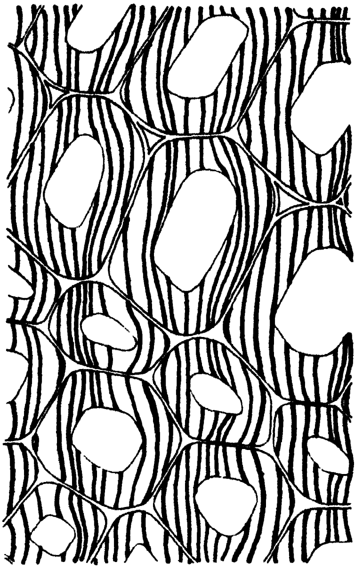
2. Wird ein trocken angefertigter Fichtenholzschnitt ¼ Stunde lang in Wasser gekocht und nach dem Erkalten mikroskopisch untersucht, so zeigt sich eine stärkere Membranquellung als nach bloßem Einlegen in Wasser von Zimmertemperatur. Das Lumen der äußersten Spätholztracheiden ist vielfach fast ganz geschlossen. Die Streifen zeigen die gleichen Krümmungen wie im vorhergehenden Falle, jedoch verstärkt. Nach Austrocknung der Schnitte kehren auch hier die ursprünglichen Verhältnisse wieder, ein Zeichen, daß durch das Kochen keine irreversiblen Änderungen an den sekundären Wänden vor sich gegangen sind.

3. Ein Block von Fichtenholz wurde ½ Stunde in Wasser gekocht, erkalten gelassen, geschnitten und die Schnitte dann in Wasser untersucht. Die Konvexkrümmungen sind an beiden Flanken stark ausgeprägt (Fig. 7). Werden solche Schnitte jetzt eintrocknen gelassen, so entquellen die Wände und der Streifenverlauf erfährt dadurch eine grundlegende Änderung. Da sich die an das Lumen angrenzenden Wandteile stark zurückziehen, wird die Konvexkrümmung der Streifen an der Druckflanke noch weiter verstärkt, hingegen an der Zugflanke meist von einer deutlich ausgeprägten Konkavkrümmung abgelöst (Fig. 8).

4. Nun wurde ein Block von Fichtenholz lufttrocken am Mikrotom eingespannt und an ihm eine Schnittfläche hergestellt, die somit den in Fig. 3 dargestellten Streifenverlauf zeigt. Alsdann wurde der Block einem Dampfstrahl ausgesetzt, unter Dampf der oberste Schnitt abgetragen und in Wasser untersucht. Infolge der starken Membranaufquellung hat sich der Streifenverlauf geändert. An der Druckflanke sind die Streifen schwach konkav, an der Zugflanke stark konvex geworden. Ein Unterschied gegenüber einem trocken angefertigten und dann in Wasser gekochtem Schnitt besteht nicht. Wird der Schnitt alsdann getrocknet, so kehrt auch der für trocken angefertigte und trocken untersuchte Schnitte charakteristische Streifenverlauf zurück. Die Dampfmethode hat somit keinerlei irreversible Veränderungen zur Folge gehabt.

5. Schließlich wurde ein trockener Block am Mikrotom mit Dampf behandelt, unter Dampf geschnitten und diese Schnitte dann

in Wasser untersucht. Entsprechend der starken Membranquellung und der gesteigerten elastischen Dehnbarkeit bei der höheren Tem-



Fig

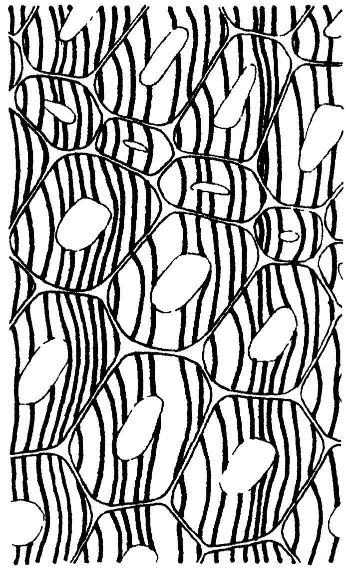


Fig 8

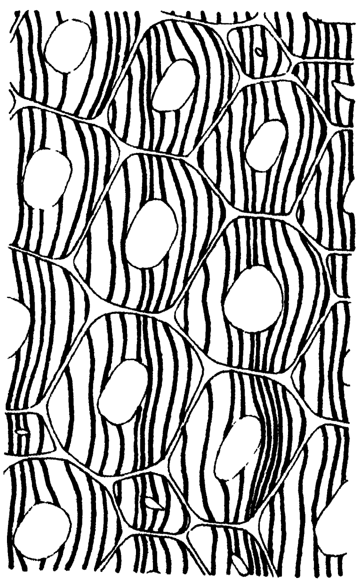


Fig 9

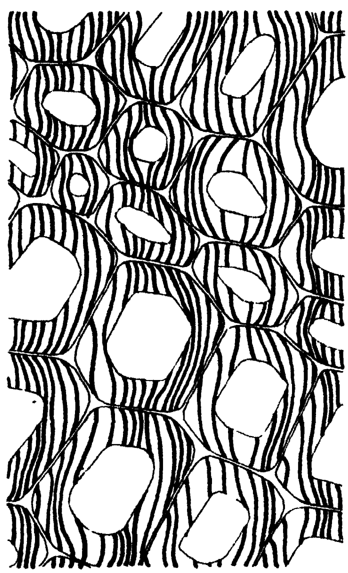


Fig. 10

peratur zeigten die Streifen stark bogigen Verlauf Da aber beim Erkalten und der Untersuchung bei Zimmertemperatur die starke Membranquellung etwas zurückgeht, sind die Streifen an der Druckflanke stark konvex, an der Zugflanke jedoch nur schwach oder in der Nähe des Lumens in ihrem mittleren Teil oft auch schwach konkav (Fig. 9). Läßt man solche Schnitte austrocknen, so wird die an der Druckflanke bereits vorhandene Konvexkrümmung weiter verstärkt, während an der Zugflanke eine schwächere Konkavkrümmung auftritt (Fig. 10).

Die gleichen Versuche wurden auch mit Buchenholz durchgeführt. Sie führten grundsätzlich zu dem gleichen Ergebnis. Auf einige dieser Versuche werde ich später noch zurückkommen. —

Es hat sich somit aus den bisherigen Versuchen ergeben:

a) Kochendes Wasser oder strömender Wasserdampf ruft eine stärkere Quellung der sekundären Wandschichten verholzter Zellen als Wasser von Zimmertemperatur hervor. Die Membranquellungen sind reversibel, mit Ausnahme der Hemizellulosen enthaltenden Schichten.

b) Die sekundären Wandschichten besitzen im lufttrockenen Zustand nur eine sehr geringe radiale elastische Dehnbarkeit. Sie nimmt mit zunehmender Aufquellung zu.

c) Plastische Veränderungen an den sekundären Wandungen finden weder durch Behandlung mit kaltem, noch mit kochendem Wasser oder strömendem Wasserdampf statt.

Die zusammengesetzte Mittellamelle

Auf der Annahme, daß die Mittellamelle durch Dampfbehandlung plastisch wird, baut Frey-Wyssling zunächst die Erklärung für die von ihm beobachteten Strukturbilder von unter Dampf hergestellten Buchenholzschnitten auf. Weiter aber sucht er damit das mikroskopische Strukturbild des „Lignostone“, eines massiven Werkstoffes, der durch hohen Druck bei gleichzeitiger Erhitzung gewonnen wird, zu erklären und führt auch die Formerhaltung des „dampfgebogenen“ Holzes auf gegenseitige Verschiebungen der Holzfasern zurück. Zunächst soll kritisch geprüft werden, ob sich überhaupt Anhaltspunkte dafür gewinnen lassen, daß bei Holz durch Dampfbehandlung die Voraussetzungen für eine Verschieblichkeit der Elemente geschaffen werden, indem die zusammengesetzte Mittellamelle „plastisch“ wird. Mit Hilfe der Streifenmethode war auch hier eine klare und eindeutige Antwort zu erwarten.

Verfolgen wir zunächst den Streifenverlauf an trocken hergestellten Fichtenholzschnitten (Fig. 3), so sehen wir, von den schwachen Bogen innerhalb der einzelnen Zellen abgesehen, den geraden Verlauf nirgends gestört; sie setzen sich ohne seitliche Verschiebungen von Zelle zu Zelle fort. Auffällig ist nur, daß die Streifen an den Zellgrenzen unterbrochen erscheinen. Sie reichen jeweils deutlich bis an die Außenschicht der sekundären Wand und verschwinden dann, mit Ausnahme sehr derber Streifen, ganz oder fast ganz innerhalb der zusammengesetzten Mittellamelle. Weder sehr starke Vergrößerungen noch die Verwendung verschieden stark lichtbrechender Untersuchungsflüssigkeiten erleichtern die Sichtbarkeit. Dabei war es gleichgültig, ob die Schnitte trocken oder unter Befeuchtung hergestellt worden waren. Nur sehr grobe Unebenheiten der Schneide hinterlassen auch in der Mittellamelle eine deutliche Spur.

Diese scheinbare Unterbrechung der Streifen gestattet sehr wertvolle Schlüsse über die Konsistenz der zusammengesetzten Mittellamelle. Wäre sie hart und spröde, so müßten die Streifen deutlich hervortreten, da jeder Zahn der Schneide eine scharfe Spur einkratzt. Auch wenn sie plastisch wäre, müßten die Messerspuren deutlich hervortreten. Denn wie meine seinerzeitigen Untersuchungen an Blei, und das gleiche gilt für das plastische Paraffin gezeigt haben (Kisser 1930), sind plastische Materialien besonders leicht deformierbar. Hingegen treten an elastischen Massen, wie etwa an Zellodin oder Gelatine, die Messerspuren wesentlich undeutlicher und schwächer hervor. Es ist daher anzunehmen, daß die zusammengesetzte Mittellamelle elastischer als die sekundäre Wand ist, was auch die folgenden Untersuchungen bestätigten

Eine seitliche Verschiebung der Streifen an den Zellgrenzen tritt auch dann nicht ein, wenn die trocken angefertigten Schnitte in Wasser von Zimmertemperatur eingelegt oder in Wasser 1/4 Stunde gekocht werden. Da es aber möglich ist, daß sich in einem so feinen Schnitte die durch die Aufquellung der Wandsubstanzen bedingten Spannungen ganz anders als in einem größeren kompakten Holzstück auswirken, wurde ein lufttrockener Holzblock am Mikrotom eingespannt und mit einem Messer mit gezähnter Schneide angeschnitten. Alsdann wurde der Block eine halbe Stunde lang in Wasser gekocht, erkalten gelassen, am Mikrotom in der gleichen Orientierung wie früher eingespannt und dann die Schnittfläche abgetragen. Innerhalb der einzelnen Zellen zeigten die Streifen infolge der starken Aufquellung der Membranen den

typischen gekrümmten Verlauf, konkav an der Druckflanke, stark konvex an der Zugflanke. Irgendwelche, auch nur angedeutete seitliche Verschiebungen der Streifen an den Zellgrenzen waren aber nirgends vorhanden. Das gleiche gilt für Schnitte, die direkt von einem vorher gekochten Block angefertigt und dann in Wasser (Fig. 7) oder nach Austrocknung in Luft (Fig. 8) untersucht wurden. Es blieb nur noch zu untersuchen, wie sich das Holz beim Schneiden unter Dampf verhält, da es ja möglich sein konnte, daß das Plastischwerden der Mittellamelle nur bei der erhöhten Temperatur erfolgt und seitliche Verschiebungen sich nur dann einstellen können, wenn in diesem Stadium die mechanische Einwirkung erfolgt. Zunächst wurde ein lufttrockener Holzblock am Mikrotom eingespannt, und an ihm trocken eine Schnittfläche hergestellt, die den Streifenverlauf nach Fig. 3 zeigt. Alsdann wurde der Block einem Dampfstrahl ausgesetzt und der oberste Schnitt abgetragen. Infolge der starken Membranquellung zeigten die Streifen die früher besprochenen starken Krümmungen, seitliche Verschiebungen an den Zellgrenzen fehlten aber; sie hätten vorhanden sein müssen, falls die Mittellamelle tatsächlich plastisch geworden wäre. Ebenso fehlten sie an Schnitten, die direkt unter Dampf geschnitten und dann in Wasser (Fig. 9), bzw. nach Austrocknung in wasserfreiem Azeton untersucht wurden (Fig. 10).

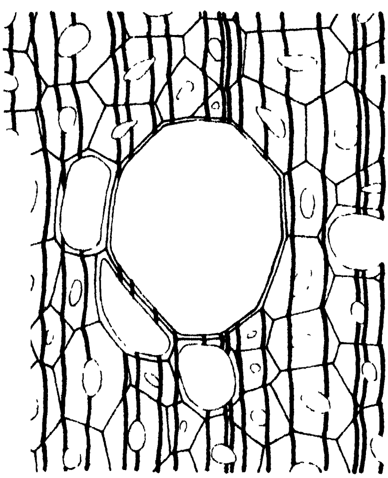


Fig. 11

Da Frey-Wyssling mit Buchenholz arbeitete, habe ich die gleichen Versuche auch mit solchem durchgeführt. Trocken hergestellte Querschnitte zeigen übereinstimmend mit Fichtenholz den gleichen schwach bogigen Verlauf der Streifen innerhalb der Holzfasern; die Krümmung ist an der Druck- und Zugflanke schwach konvex (Fig. 11). An den Zellgrenzen setzen sich die Streifen ohne seitliche Verschiebung fort; ebenso, wenn trocken angefertigte Schnitte nachträglich in Wasser eingelegt oder darinnen gekocht oder wenn die Schnitte von vorher gekochten Blöcken hergestellt oder unter Dampf angefertigt werden. Im letzteren Falle wölben sich die an die Gefäße angrenzenden Fasern mehr oder minder

stark in die Gefäßöffnungen hinein (Fig. 12). Nach Trocknung oder Behandlung der Schnitte mit Alkohol verschwinden diese Vorwölbungen wieder (Fig. 13) und kehren auch nicht mehr zurück, wenn diese Schnitte in Wasser von Zimmertemperatur eingelegt werden; ein Zeichen, daß durch die Erhitzung eine stärkere, aber reversible Membranquellung stattgefunden hat. An solchen unter Dampf hergestellten Schnitten war an manchen Stellen deutlich zu sehen, daß die Streifen um die Gefäße bogig auseinanderlaufen; der bogige Verlauf ist an trockenen Schnitten stärker ausgeprägt (Fig. 13) als

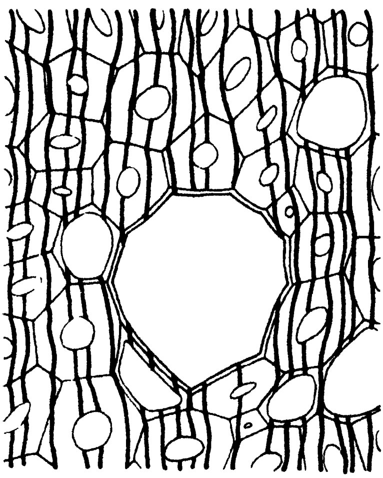


Fig. 12

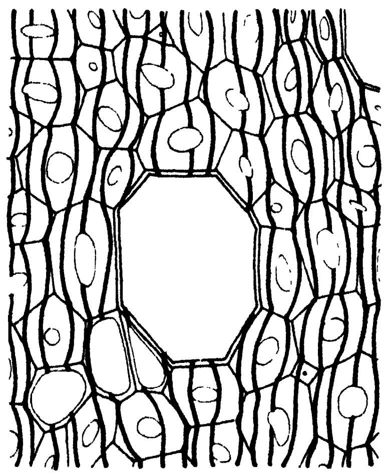


Fig. 13

in Wasser liegenden (Fig. 12). Dies bedeutet aber keine unnatürliche Verzerrung des mikroskopischen Bildes, sondern beruht darauf, daß sich die durch die Dampfbehandlung stark aufquellenden Holzfasern bei dem Ausgleich der dabei auftretenden Spannungen deshalb in die Gefäße vorwölben, weil sie hier keinen Widerstand finden. Auf diesen vorgewölbten aufgequollenen Fasern hinterläßt das Messer geradlinige Spuren. Beim Erkalten des Schnittes vermindert sich das Ausmaß der Quellung und die vorgewölbten Fasern ziehen sich etwas zurück; die Streifen erhalten dadurch einen schwach bogigen Verlauf mit konkaver Krümmung gegen die Gefäße (Fig. 12). Beim völligen Austrocknen verstärken sich die Krümmungen weiter (Fig 13). Von einem „Aneinandervorbeigleiten“ der Fasern kann in allen diesen Fällen keine Rede sein. Liegt eben eine Faser an einer freien Oberfläche, so kann sie sich bei der Aufquellung ungehindert ausdehnen und vorwölben; ist sie ringsum von anderen Fasern eingeschlossen und mit diesen in

fester Verbindung, so ist ihr durch die Einschaltung in dieses System die Möglichkeit einer freien, ihrer Struktur entsprechenden Formänderung genommen; infolge ihrer elastischen Dehnbarkeit wird sie dabei manche, aber reversible Zwangsformen erleiden.

Ein einfacher Modellversuch kann die Reversibilität der Vorwölbungen der Holzfasern in die Gefäße klarmachen. Nehmen wir ein größeres Bündel von Kautschukschläuchen, die an ihren Berührungsflächen miteinander verkittet sind. Aus der Mitte des Bündels entfernen wir mehrere Schlauchstücke, so daß ein Hohlraum, einer Gefäßöffnung entsprechend, entsteht Jetzt verschließen wir alle Schlauchstücke luftdicht an einer Seite und pressen von der anderen Seite unter gleichem Druck Luft ein. Die einzelnen Schläuche werden sich, ähnlich wie die aufquellenden Holzfasern. aufblähen. Dabei wölben sich die Flanken aller an freie Oberflächen angrenzenden Schlauchstücke stark vor, da ihrem Ausdehnungsbestreben hier kein Widerstand entgegensteht. Solche Vorwölbungen finden natürlich auch gegen den zentralen Hohlraum statt. Alle anderen, sich gegenseitig einschließenden und miteinander in fester Verbindung stehenden Schlauchstücke behindern sich in ihrem gegenseitigen Ausdehnungsbestreben und pressen sich nach jenen Seiten, wo sich ihnen der geringste Widerstand bietet: das ist gegen die Peripherie und gegen den zentralen Hohlraum Letzterer kann dabei mehr oder minder ausgefüllt werden: die gegenseitige Verbindung der Schlauchstücke stört dabei in gar keiner Weise. Ist sie starr und spröde, so wird sie alsbald durchgerissen werden; ist sie plastisch, so verschieben sich die einzelnen Schlauchstücke und gleiten aneinander vorbei; ist sie elastisch dehnbar, so dehnt sie sich mit und nach Aufhören des Druckes und der Spannungen kehren mit ihrer Hilfe die einzelnen Schlauchstücke wieder in ihre Ausgangslage zurück. Letzteres müssen wir schon deshalb auch für die Grenzschichten der Holzelemente annehmen, weil sonst das Holz bei seiner vielseitigen mechanischen Inanspruchnahme in der Natur kaum funktionstüchtig bleiben könnte. Auch das früher besprochene Aussetzen der Streifen im Bereiche der Mittellamelle spricht für deren besondere elastische Eigenschaften.

Die bisherigen Ausführungen haben keine Anhaltspunkte dafür geben können, daß durch die Behandlung von Holz mit kochendem Wasser oder strömendem Wasserdampf Veränderungen an den Mittellamellen auftreten, die eine Verschiebung der einzelnen Zellen gegeneinander ermöglichen würden. Falls eine solche theoretisch mögliche Verschiebung überhaupt stattfindet, so kann sie nur ganz

verschwindend klein sein und beruht nicht auf einer erhöhten Plastizität der Mittellamellen, sondern auf ihrer elastischen Dehnbarkeit; sie ist daher auf jeden Fall reversibel.

Mikroskopische Strukturänderungen an den Zellwänden durch mechanische Beanspruchung.

Die Veränderungen der Holzstruktur beim „Lignostone"-Prozeß

Frey-Wyssling (1938 a) hat auch das Strukturbild des „Lignostone" mit der Annahme von Plastizitätsänderungen der Mittellamelle zu erklären versucht. Beim „Lignostone" (Anonymus 1931 1932) handelt es sich um ein auf etwa 50% seines Volumens verdichtetes Holz (meist Buchenholz), bei dem durch Einwirkung überaus hoher hydraulischer Drucke senkrecht zur Faserrichtung alle Poren geschlossen werden. Durch die gleichzeitige Erhitzung und die dabei stattfindenden chemischen Umsetzungen werden die Fasern miteinander verklebt und es entsteht somit ein Werkstoff von ganz hervorragenden technischen Eigenschaften. Die mikroskopische Untersuchung des Querschnittsbildes lehrt, daß die einzelnen Zellelemente nicht nur lückenlos geschlossen, sondern obendrein noch stark ineinander verwrungen sind, so daß reichliche Verzahnungen der einzelnen Zellschläuche vorkommen, was zu der bedeutenden Strukturverfestigung nicht wenig beitragen dürfte (vgl. Fig. 4 bei Anonymus 1932). Ferner zeigt das mikroskopische Bild, „daß die Volumverminderung nicht mit Zerstörungen gepaart ist". Aus den Ausführungen von Schwede (1920), der das nach dem Verfahren der Gebrüder Pfleumer, Dresden, (D.R.P. Nr. 291,945) in einer heißen dickflüssigen Pechmischung im Autoklaven bei 200—300 atü durch 2—4 Stunden auf etwa 150° erhitzte und dadurch überaus stark zusammengepreßte und verdichtete Holz untersucht hat, ist ebenfalls nichts zu entnehmen, was auf eine Zerstörung der groben morphologischen Strukturen hindeuten würde.

Frey-Wyssling ist der Ansicht, daß bei der Herstellung des Lignostone durch den aufgewendeten Druck eine gegenseitige Verschiebung der Faserzellen stattfindet und „daß die Gebiete des schwächsten Widerstandes, die dem Drucke nachgeben, die Grenzschichten zwischen den Fasern sind. Die zusammengesetzte Mittellamelle besteht neben wenig Zellulose (Primäre Wandung) hauptsächlich aus nichtzellulosischen Wandstoffen. Offenbar werden diese durch die Dampfbehandlung plastisch, so daß die einzelnen Zellen gegeneinander verschoben werden können. und wie bei einem Konglomerat aus verschieden harten Rollsteinen werden die

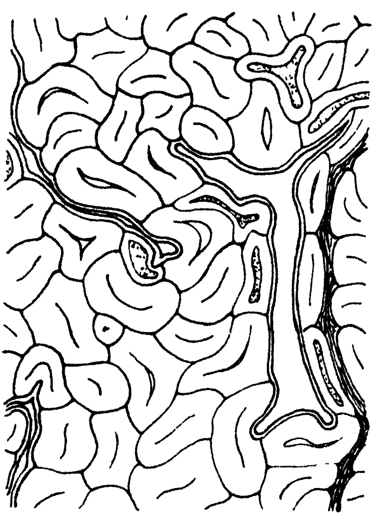
schwächeren Zellenelemente (Gefäße und Parenchymzellen) von den härteren Fasern zerdrückt" (S. 25). „Zusammenfassend geht aus der Untersuchung hervor, daß bei der Herstellung von Lignostone die Grenzschichten der Holzfasern plastisch gemacht werden, so daß sich die Zellen gegeneinander verschieben können ... Beim Lignostone erreicht diese Lageänderung ihr Maximum. Er ist ein extremes Beispiel für die durch Aufhebung des Zusammenhaltes der einzelnen Zellelemente bedingte Veränderung der Holzstruktur" (S. 27).

Zu diesen Schlußfolgerungen von Frey-Wyssling ist zunächst zu bemerken, daß sich aus seinen Untersuchungen an Lignostone keinerlei Anhaltspunkte ergeben, die für ein „Plastischwerden" der zusammengesetzten Mittellamelle und eine „Verschiebung" der Holzfasern sprechen könnten. Die polarisationsoptische Untersuchung, auf die Bezug genommen wird, hat nur ergeben, daß die dunkle Mittelschicht nur noch schwer zu sehen ist, daß die beiden leuchtenden Außenschichten der sekundären Wand wie miteinander verschmolzen sind und ihre Dicke stark reduziert ist. Die mächtige Innenschicht der sekundären Wandung hat sich jedoch kaum verändert. Daraus eine Verschiebung der Zellen ableiten zu wollen, halte ich für schwer möglich. Die Mikrophotographie (Fig. 4 B) von dem Lignostone-Querschnitt zwischen gekreuzten Nicols in polarisiertem Licht zeigt stellenweise die dunkle Mittelschicht noch sehr deutlich, die leuchtenden Außenschichten erscheinen vielfach unterbrochen, was mit tatsächlichen Brüchen in der Wand zusammenhängen dürfte und wofür auch die hier deutlich zu sehende unregelmäßige, oft gelappte und gebuchtete Umgrenzung der Holzfasern spricht. Zu dem Ergebnis, daß bei der starken Zusammenpressung in den Wandschichten vieler Zellen Brüche erfolgen, wodurch die Wiederherstellung ihrer ursprünglichen Form auch nach Befeuchtung und Erhitzung bis zu einem gewissen Grad unterbunden wird, bin ich schon seinerzeit auf Grund eigener noch nicht veröffentlichter Untersuchungen an Lignostone gekommen[1]).

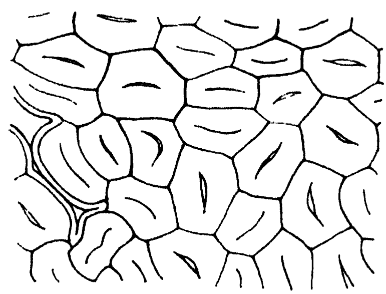
An trocken hergestellten Querschnitten zeigen sich die Gefäßöffnungen völlig oder fast völlig geschlossen, die Markstrahlen sind stark zusammengepreßt und vielfach wellig verbogen, das Holzparenchym ist in seiner Querschnittsform wohl stark verändert,

[1]) Das überaus reichhaltige Lignostone-Material wurde mir im Jahre 1935 von dem Wiener Generalvertreter, Herrn J. J. Giedion, Wien IX, Kolingasse 3, der Fa. N. V. Ago in Ter Appel (Holland) in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt.

sein Lumen aber nur selten geschlossen; an ihrem braunen Inhalt sind die Holzparenchymzellen leicht kenntlich. Die Holzfasern zeigen ebenfalls weitgehende Deformierungen, wobei zwischen Spät- und Frühholz wesentliche Unterschiede bestehen. Die Holzfasern des Spätholzes weisen nur geringfügige Formänderungen auf (Fig. 14 b). Ihre Querschnittsformen sind im Wesen erhalten, die gegenseitigen Berührungsflächen aber verbogen, gewellt, seltener eingedrückt, die Lumina fast durchwegs geschlossen. Nur in der Nähe der geschlossenen Gefäße werden die Deformierungen augenfälliger, besonders an deren Schmalseiten. Diese geringen Veränderungen hängen offenbar damit zusammen, daß die Gefäße im Spätholz klein und spärlich sind, so daß sie durch den starken



a.



b.

Fig. 14

Druck bald geschlossen und dadurch starke Stauchungen und seitliche Zerrungen und Pressungen der Holzfasern vermieden werden. Viel stärker sind dagegen die Deformierungen im Frühholz (Fig. 14 a). Infolge der zahlreichen großen Gefäße ist sein Bau sehr locker; durch den starken Druck werden die zwischen ihnen liegenden Faserkomplexe stellenweise überaust stark gedrückt, gezerrt, gebogen oder zu seitlichem Ausweichen gezwungen, was sich naturgemäß auf die Zellform auswirken muß. Die Holzfasern erscheinen daher am Querschnitt vielfach plattgedrückt, halbmondförmig oder wellig gewunden, ihre gegenseitigen Begrenzungen sind unregelmäßig bogig, gelappt, gebuchtet, manchmal sind starke Eindellungen vorhanden, wenn eine Faser in die andere hineingedrückt wird. Die Lumina sind großenteils gänzlich geschlossen.

Nach Einlegen der trockenen Schnitte in Wasser von Zimmertemperatur quellen die Wandungen wohl etwas auf, die Form-

anderungen der Fasern bleiben aber fast unverändert bestehen. Kurzes Aufkochen in Wasser führt ebenfalls nicht zur Rückkehr der ursprünglichen Formen, man muß vielmehr das Kochen auf längere Zeit ausdehnen. Ich habe daher Lignostoneschnitte 3 Stunden in Wasser gekocht, ebenso auch ganze Stücke und von diesen dann Schnitte hergestellt. Ein Abschnitt einer Lignostonelatte von 5 × 23,5 mm Querschnittsfläche zeigte nach 3stündigem Kochen ein Ausmaß von 6,5 × 35 mm. Da bei der Lignostone-Herstellung keine Zusammenpressung in der Faserrichtung stattfindet und sich die Querschnittsflächen vor und nach dem Kochen wie 117,5 : 227,5 verhalten, so hat das Lignostone durch diese Behandlung sein Volumen fast verdoppelt. Bei Untersuchung von Querschnitten in Wasser zeigte sich, daß die Spätholzanteile zum größten Teil ein fast normales Aussehen angenommen haben; die Holzstruktur ist hier kaum von der eines normalen Buchenholzes zu unterscheiden. Die Holzfasern weisen gegenseitig wieder eine geradlinige Begrenzung auf, die Mittellamellen treten scharf und deutlich hervor, die Lumina haben wieder ihre gerundeten Formen angenommen und nur stellenweise sind noch Fasern zu finden, deren Lumen strahlige Formen aufweist oder ganz geschlossen ist. Im letzteren Falle scheint die durch den Druck bewirkte Verklebung so innig zu sein, daß sie auch durch das langandauernde Kochen und die bei der Faseraufquellung einsetzenden Spannungen nicht gelöst werden konnte Die Gefäße haben sich zum größten Teil vollkommen geöffnet und ihre ursprüngliche Größe erreicht; nur bei manchen ist die seitliche Zusammenpressung noch mehr oder minder deutlich erkennbar. Die Eindellungen durch die angrenzenden Holzfasern sind wenig auffallend und nicht stärker als bei einem normalen in Wasser gekochtem Schnitte. Das Aussehen der Holzparenchym- und Markstrahlzellen ist normal, die Markstrahlen verlaufen wieder gerade Ganz anders das Bild, das das Frühholz bietet. Hier weisen die Holzfasern noch vielfach Zwangsformen auf, ihre Lumina sind teils offen und mehr oder minder regelmäßig gestaltet, teils strahlig, teils noch geschlossen und verklebt, was vielleicht mit der Gegenwart von Hemizellulosen zusammenhängt. Die Gefäße sind durchwegs noch deformiert, seitlich stark zusammengedrückt und von unregelmäßiger Gestalt, die Markstrahlen verlaufen stark gewellt. Es scheint, daß im Frühholz infolge des lockeren Baues und des Fehlens großer zusammenhängender Komplexe von Holzfasern zahlreiche Elemente bei der Zusammenpressung des Holzes überbeansprucht werden. Infolge der damit verbundenen Zerstörung ihrer

feineren Struktur können sie nicht mehr ihre ursprüngliche Form annehmen und die gleichmäßige Aufquellung des Holzes wird dadurch gestört.

Läßt man die Schnitte jetzt eintrocknen und untersucht man sie in Benzol, so zeigen sich im Bereiche des Spätholzes nur geringfügige Veränderungen. Das Holz macht nach wie vor hier einen fast normalen Eindruck. Im Bereiche der Gefäße treten allerdings jetzt Fasern mit Zwangsformen reichlicher auf. In besonderem Maße gilt dies für das Frühholz. Zwangsformen zeigen vor allem die Fasern mit geschlossenem Lumen. Man könnte dies mit der Verklebung der Lumina in Zusammenhang bringen, die so stark ist, daß sie auch durch die Spannungen bei der Entquellung nicht gesprengt werden kann. Aber wir finden sie auch bei sehr vielen Fasern mit offenem Lumen, die durch ihre ganze Form die Wirkung der seinerzeitigen Pressung klar erkennen lassen. Für die Wertung des mikroskopischen Strukturbildes des Lignostone ist die Tatsache, daß sich die an aufgequollenen Schnitten vorhandenen oder angedeuteten Deformierungen bei der Trocknung verstärken, von größter Bedeutung. Viele Zellen werden durch den Druck ohne Änderung ihres Gefüges zusammengepreßt; sie nehmen nach Aufquellung wieder ihre Ausgangsform an. Viele andere aber erfahren an ihren Wandungen in der Querrichtung durch Stauchungen oder Zerrungen irreversible Veränderungen des submikroskopischen Gefüges. Bei längerem Kochen in Wasser quellen die Wände stark auf und manche dieser Veränderungen werden verdeckt. Bei Austrocknung nehmen die Zellen dann jene Formen an, die ihnen durch das teilweise zerstörte Gefüge vorgeschrieben ist. Nichts deutet aber darauf hin, daß irgendwelche Verschiebungen der Holzfasern stattgefunden haben, wie Frey-Wyssling annimmt. Weder an Schnitten von trockenem oder vorher gekochtem Material, noch nach Aufquellen oder Austrocknen solcher Schnitte zeigten sich Veränderungen, die mit einer stattgefundenen Verschiebung in Zusammenhang gebracht hätten werden können. Ich habe ferner Lignostone trocken mit einem Messer mit gezähnter Schneide angeschnitten und nach 3stündigem Kochen der Stücke in Wasser die Schnittfläche abgetragen. Mit Hilfe der „Streifenmethode" ließen sich sehr interessante Einblicke in die Gruppierung der Zellen bei der Pressung gewinnen[1]). Gleichzeitig bestätigte sich auch nach dieser Me-

[1]) Darüber wird im Zusammenhang mit einer mit entsprechenden Bildern versehenen allgemeinen Darstellung des mikroskopischen Strukturbildes des „Lignostone" an anderer Stelle berichtet werden.

thode, daß bei der Aufquellung des Lignostone keine gegenseitigen Verschiebungen der Holzfasern stattfinden. Da an Schnitten von aufgequollenem Material die Lagebeziehungen der einzelnen Zellen zueinander keine Störungen zeigen, so gilt dies demnach auch für trockenes Lignostone.

Die an Lignostone feststellbaren mikroskopischen Strukturänderungen sind teils reversibel, teils irreversibel. Letztere sind die Folge einer mechanischen Überbeanspruchung vor allem der sekundären Wandschichten. Durch starke Stauchungen und Überdehnungen wird ihr feineres Gefüge teilweise zerstört. Eine gegenseitige Verschiebung der Fasern findet beim Lignostone-Prozeß nicht statt, im Gegenteil hat sich die zusammengesetzte Mittellamelle als besonders widerstandsfähig erwiesen; sie muß daher in besonderem Maße elastisch deformierbar sein.

Die mikroskopischen Veränderungen durch Druckbelastung in der Faserrichtung und die Struktur des „Bugholzes“

Auch die Formerhaltung bei „dampfgebogenem“ Holz führt Frey-Wyssling (1938 a) auf Verschiebungen der Holzfasern zurück: „Zusammenfassend geht aus der Untersuchung hervor, daß bei der Herstellung von Lignostone die Grenzschichten der Holzfasern plastisch gemacht werden, so daß sich die Zellen gegeneinander verschieben können. Offenbar handelt es sich um dieselbe Erscheinung, wenn man Holzstücke dämpft, um ihnen eine gebogene oder geschweifte Form geben zu können. Es muß ein ‚Aneinander-vorbei-Gleiten‘ der Holzfasern stattfinden. Da die neue Form erhalten bleibt, wenn man das behandelte Objekt abkühlt, trocknen läßt und dann entspannt, haben die Zellen ihre gegenseitige Lage definitiv geändert“. Die Verhältnisse liegen aber in Wirklichkeit ganz anders.

Die Bildsamkeit und Zähigkeit von trockenem Holz kann durch Behandlung mit Wasser, das die Zellwände zur Aufquellung bringt, wesentlich gesteigert werden; noch mehr, wenn gleichzeitig auch die Temperatur gesteigert wird. Das sind auch die Voraussetzungen für die industrielle Herstellung des „Bugholzes“, über die das Buch von Exner (1922) erschöpfend Aufschluß gibt. Beim Biegen eines Körpers behält nur eine Faserschicht, die sog. „neutrale Schicht“ ihre ursprüngliche Länge; sie liegt bei symmetrisch gestalteten Körpern in der Mitte der Dicke. Alle über der neutralen Schicht an der Konvexflanke liegenden Fasern werden gedehnt und verlängert, alle darunter an der Konkavseite liegenden gestaucht und

verkürzt. Die Gefahr eines Bruches ist daher an der Oberfläche am größten; daher beginnt das Zersplittern eines Holzes fast immer an der konvexen Oberfläche und setzt sich von hier in das Innere fort, während der gestauchte Teil zumeist intakt bleibt. Um dieses Aufreißen des Holzes bei starkem Biegen, das auch durch vorhergehendes Kochen oder Dämpfen nicht ausgeschaltet werden kann, zu verhindern, fand THONET (EXNER 1922, S. 12) schließlich folgenden Weg, auf dem heute noch die ganze Herstellung des Bugholzes beruht: „Auf diejenige Fläche des noch ungebogenen, also geraden Stabes, welche nach dem Biegen die Konvexseite bilden sollte, wurde ein Streifen aus Eisenblech gelegt und an mehreren Stellen, gewiß aber an beiden Enden, durch Schraubenzwingen in unverrückbare, feste Verbindung mit dem Stabe gebracht. Wurde derselbe nun gebogen, so konnte sich der mit dem Blechstreifen verbundene Teil des Holzes nicht mehr strecken als dieser selbst, also nur um eine verschwindend kleine Größe verlängern. Damit aber eine Biegung überhaupt eintreten könne, müßte sich der gesamte Holzkörper stauchen und dies um so mehr, je weiter er vom Blechstreifen entfernt ist, d. h. je näher er zum konkaven Teil der Oberfläche gelegen war. Das Naturgesetz von der Lage der neutralen Schicht im Innern der Körper, entsprechend der Schwerpunktlage der neutralen Schicht (die neutrale Schicht geht durch den Schwerpunkt des Querschnittes) wurde aufgehoben und die neutrale Schicht an die konvexe Oberfläche verlegt. Es gab ferner nicht mehr einen ausgestreckten und einen gestauchten Holzteil, der Blechstreifen in seiner unverrückbaren Verbindung mit dem Stabe zwang das gesamte Holz sich zusammenzudrücken.“

Dies das Wesentlichste über die Herstellung des Bugholzes, woraus sich ergibt, daß das gesamte Holz eine Druckstauchung erfährt. Bei einer solchen fand aber FREY-WYSSLING selbst kein Nachgeben der Mittellamellen und es kann daher nach seinen eigenen Befunden weder die Formgebung noch die Formerhaltung beim Bugholz etwas mit einem „Aneinandervorbei-Gleiten“ der Holzfasern zu tun haben. Die mikroskopische Untersuchung bestätigt dies.

In einer geradezu vorbildlichen Weise hat ROBINSON (1919) die mikroskopischen Strukturänderungen an Hölzern bei Druckbelastungs-, Zerreißungs- und Scherversuchen studiert und dabei Ergebnisse von grundlegender Bedeutung gewonnen. Aus Druckversuchen mit dem Holze von Picea sitchensis, Pinus palustris und Fraxinus

excelsior geht hervor, daß der bei der Endbelastung auftretende Bruch schon viel früher an den späteren Bruchstellen durch ganz charakteristische Veränderungen an den Zellwänden eingeleitet wird, ohne daß davon makroskopisch etwas zu sehen wäre. Das erste Zeichen des beginnenden Nachgebens der Zellwände ist das Auftreten feiner Querstreifen an den Wandungen; an diesen Stellen werden durch den lastenden Druck Wandsubstanzen aneinander vorbeigeschoben und ihre Neigung an den längs durchschnittenen Wänden macht es wahrscheinlich, daß es sich um Scherflächen handelt. Mit zunehmender Druckbelastung werden die Streifen immer zahlreicher, beschränken sich aber auf eine ganz bestimmte Zone innerhalb der Holzprobe. Wie aus den beigegebenen Figuren hervorgeht, handelt es sich einerseits um typische grobe Verschiebungsfiguren, andererseits um überaus zahlreiche sehr feine, die dichtgedrängt die betroffenen Wandstellen durchziehen und ihr ein ganz eigenartiges Aussehen verleihen. An den Frühholztracheiden verlaufen sie im Flächenbilde quer, an den Spätholztracheiden quer oder schief und bilden oft ein dichtes feines gekreuztes Streifensystem, ohne daß aber ihre Neigung mit der der Tüpfelspalten zusammenfallen würde. Robinson bemerkt ausdrücklich, daß diese *Bruchlinien ausschließlich auf die sekundären Wände* beschränkt sind und niemals die Mittellamellen kreuzen, was mit deren ganz anders gearteten elastischen Eigenschaften zusammenhängt. Das nächste Stadium der Deformierung ist durch das Hinzutreten welliger Verbiegungen der Zellwände gekennzeichnet, worauf dann an diesen Stellen das völlige Nachgeben und der Bruch erfolgt.

Die seinerzeitige Auffassung (1935), daß die Verschiebungsfiguren als eine besondere Eigentümlichkeit unverholzter Fasern zu gelten haben, hat dann Frey-Wyssling (1938 a) aufgegeben; es besteht in dieser Hinsicht kein prinzipieller Unterschied zwischen zellulosischen und verholzten Fasern, nur muß nach ihm bei letzteren die mechanische Beanspruchung stärker sein. Die von Frey-Wyssling bei druckbelastetem lufttrockenem Tannenholz namentlich an weitlumigen Tracheiden beobachteten von den charakteristischen Verschiebungslinien begleiteten Stauchungen laufen durch die gemeinsame Wand zweier benachbarter Tracheiden, umfassen also beide Sekundärwandschichten einschließlich der Mittellamelle; dagegen fand Robinson die Mittellamelle immer unberührt und dasselbe stellte ich bei Buchenholz fest. Die Ursachen für diese verschiedenen Befunde sind noch aufzuklären. Die überaus zahlreichen feinen Streifen scheinen Frey-Wyssling entgangen zu sein. Bei un-

gefärbten Schnitten in Wasser gelang ihre Sichtbarmachung ROBINSON nur bei sehr sorgfältiger Beleuchtung; wie ich gefunden habe, lassen sie sich aber durch Untersuchung in einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit, etwa in Benzol u. dgl. sehr deutlich sichtbar machen.

Leider fehlen bei FREY-WYSSLING nähere Angaben über die mikroskopische Auswirkung der Druckbelastung von grünem Holz. Über diese Versuche wird nur folgendes gesagt (S. 28, 29): „Die Untersuchung lehrt also, daß bei Druckversuchen nicht die zusammengesetzte Mittellamelle, sondern die sekundäre Wandung nachgibt. Dies gilt allerdings nur für gut gereiftes, lufttrockenes Holz. Im grünen Holz ist die Mittellamelle noch weich, was sich in einer viel kleineren Druckfestigkeit äußert, wie folgende Tabelle zeigt ... Die geringere Festigkeit des grünen Holzes ist wahrscheinlich auf eine gewisse Plastizität der zusammengesetzten Mittellamelle zurückzuführen." Diese letztere Annahme ist aber nirgends bewiesen und entspricht in keiner Weise den Tatsachen ROBINSON hat neben lufttrockenem Holz auch wassergesättigtes der Druckprobe unterworfen Für wassergesättigtes Holz von Picea sitchensis beträgt die Bruchbelastung pro Quadratzoll 3000 Pfund, für trockenes (3% Wassergehalt) 8000. *In beiden Fällen treten aber die gleichen mikroskopischen Änderungen an den Zellwänden auf.* Nur sind sie beim trockenen Holz auf eine schmale nachgebende Zone beschränkt, beim wassergesättigten dagegen in der ganzen Holzprobe gleichmäßig verteilt; dementsprechend ist auch die Bruchzone breiter und unregelmäßig begrenzt. Die gleichen mikroskopischen Strukturänderungen zeigt auch, wie nicht anders zu erwarten, dampfgebogenes Holz. ROBINSON hat so behandeltes Eschenholz untersucht. Dampfgebogenes Buchenholz habe ich schon vor vielen Jahren sehr eingehend analysiert[1]). Für diese Untersuchungen stellte mir im Jahre 1928 die Thonet-Mundus Ges. m. b. H. Wien I eine große Anzahl dampfgebogener Stücke zur Verfügung und ließ auf mein Ersuchen auch einige extrem gebogene Holzteile speziell für mich anfertigen. Ein solches Stück zeigt z. B. Fig 15 a. Ein trockener Buchenstab von quadratischem Querschnitt (4 cm Seitenlänge) war nach Dämpfung kreisförmig zusammengebogen worden. Infolge der starken radialen Zusammenpressung beim Biegevorgang zeigte das gebogene Holz nach dem Trocknen nur noch eine radiale Wandstärke von 3½ cm. Der Innendurchmesser des Holzringes betrug

[1]) Bisher noch nicht veröffentlicht Die ausführliche Veröffentlichung der Ergebnisse wird zu einem späteren Zeitpunkt an anderer Stelle erfolgen

16 cm. Infolge der Überschreitung der Stauchbarkeit hatten die Holzmassen bereits an einigen Stellen begonnen, aus der Biegungsebene herauszuquellen. Wurde das Stück mehrere Stunden in Wasser gekocht, so streckte es sich weitgehend[1]) und der radiale Stabdurchmesser nahm nach der Aufquellung des Holzes von 3,5 auf 4,4 ccm zu. Eine vollständige Geradestreckung war aber nicht mehr zu erreichen (Fig. 15 b), was mit den mikroskopischen Strukturänderungen zusammenhängt, die am stärksten an der Konkav-

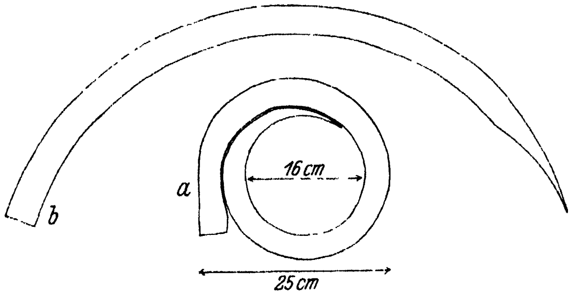


Fig 15

flanke sind, an der Konvexflanke aber fast vollständig fehlen, da infolge der geübten Biegeart hier die neutrale Schichte liegt An der Konkavflanke sind die Faserwände dicht mit jenen feinen Streifen bedeckt, wie sie von Robinson (1919) beschrieben wurden. Sie verlaufen schräg in der durchschnittenen Längswand, die infolge deren Massenauftretens nicht mehr glatt begrenzt, sondern fein gezähnelt erscheint[2]). Sie sind stets nur auf die sekundären Wandschichten beschränkt, treten am schärfsten an der Lumengrenze hervor, werden gegen die Mittellamelle immer schwächer und endigen vor ihr (Fig. 16 a). Die Mittellamelle selbst läßt auch bei starker Vergrößerung keinerlei Deformierungen erkennen; sie durchzieht als scharf begrenzte Lamelle die Wand. In der Flächenansicht bilden die Bruchlinien gekreuzte Streifensysteme. Nur dort,

---

[1]) Wie mir Herr Dr Richard Thonet am 22 VI 1928 brieflich mitteilte, zeigt gebogenes Holz auch in feuchter Luft im Laufe der Zeit die Tendenz, sich gerade zu strecken, weshalb ja Bugholzmöbel im Freien nicht verwendet werden können

[2]) Die gleichen Strukturänderungen weist auch das sog „Patent-Biegeholz“ auf, ein veredeltes Holzprodukt, das von der Gesellschaft f. Holzveredelung m b. H, Essen (Ruhr) hergestellt wird und im kalten lufttrockenen Zustand durch eine außerordentliche Biegsamkeit ausgezeichnet ist Diese Eigenschaften erhält das Holz durch eine zwangsläufige starke Stauchung in der Faserrichtung nach erfolgter Dämpfung.

wo durch den Längsdruck die Wände in kleinere oder größere Falten gelegt oder wellig verbogen sind, folgt auch die Mittellamelle diesem Verlauf (Fig. 16 b).

Das verschiedene Verhalten von sekundärer Wandschicht und zusammengesetzter Mittellamelle erklärt sich aus ihren ganz verschiedenen technischen Eigenschaften, die sich auch aus den früheren Ausführungen bereits ergeben haben. Die Mittellamelle ist viel elastischer als die Sekundärwand und bleibt daher auch bei starker mechanischer Beanspruchung undeformiert.

Durch die mikroskopischen Befunde an Lignostone und Bugholz wird noch ein weiteres wichtiges Membranproblem angeschnitten. Wird einem wassergesättigten Holz eine bestimmte Zwangsform gegeben, so behält es diese nach dem Trocknen bei; bei erneuter Wasserzufuhr kehrt es aber wieder zu seiner Ausgangsform zurück. Ist die Formgebung mit einer mechanischen Überbeanspruchung und demnach mit Gefügezerstörungen verbunden gewesen, so wird die Ausgangsform um so weniger erreicht, je mehr Zellen davon betroffen sind, da sie bei Wasserzutritt nicht mehr zu ihrer Ursprungsform aufquellen können. Auffallend bleibt auf jeden Fall die Tatsache, daß die im feuchten Zustand dem Holz gegebene Form nach dem Trocknen beibehalten wird. Dies erklärt sich meiner Meinung nach folgendermaßen. Bei der Quellung umgeben sich die Micelle bzw. Micellarreihen mit Wasserhüllen, weichen auseinander und erhalten dadurch eine gewisse Beweglichkeit; bei mechanischer Einwirkung können sie sich somit leicht durchbiegen und ihre gegenseitige Lage verändern. Trocknet die Faser in diesem mechanisch beanspruchten Zustand aus, so wird diese neue Lage fixiert. Bei neuerlicher Wasserzufuhr ordnen sich wieder die Micellarverbände, sofern dies nicht durch Zerstörungen des Gefüges verhindert wird.

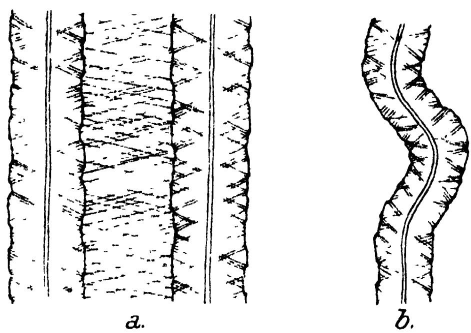


Fig. 16

Zelltrennungen

Das Holz gilt allgemein als ein sehr fest gefügtes Gewebe mit starker gegenseitiger Verbindung der einzelnen Elemente. Durch Einwirkung von Scherkräften, wie etwa bei den Holzschliffverfah-

ren, lassen sich aber die einzelnen Fasern weitgehend von einander trennen, wobei die Trennungen im Bereiche der Mittellamellen erfolgen. Die praktische Erfahrung hat gelehrt, daß beim Trockenschleifen die Fasern infolge ihrer Sprödigkeit weitgehend zertrümmert werden. Beim Naßschleifen werden die Fasern geschmeidiger und weniger deformiert und auch die Trennung geht leichter vor sich; je höher dabei die Temperatur, desto vorteilhafter. Durch vorhergehendes Dämpfen des Holzes wird eine noch leichtere und schonendere Trennung ermöglicht.

Auch bei anders gearteten mechanischen Einwirkungen, wie z. B. unter gewissen Umständen bei der Schnittanfertigung, können Zelltrennungen stattfinden, die einen sehr genauen Einblick ermöglichen, in welcher Weise das Nachgeben der Mittellamelle vor sich geht. Daraus lassen sich wichtige Folgerungen über die Beschaffenheit und Eigenschaften der Mittellamelle ableiten. Werden von einem weicheren lufttrockenen Holz mit einem gut geschärften Messer Querschnitte angefertigt, so werden die einzelnen Zellen glatt und ohne jede Deformierung durchschnitten. Geringe lokale Unschärfen führen durch Aufrauhung des Materials zu jenen Streifen, die wir bereits früher kennen gelernt haben. Stärkere lokale Unschärfen können aber bereits Zerreißungen zur Folge haben, die uns sehr wertvolle Fingerzeige zu geben vermögen. Fig. 17 zeigt eine solche gröbere Spur an einem trocken hergestellten Fichtenholz-Querschnitt. Die sekundären Wandschichten sind stellenweise durchgerissen, viel weniger häufig aber die Mittellamellen, was mit ihrer größeren Elastizität zusammenhängt. Stellenweise kann die sekundäre Wandung (17 a) auch unregelmäßige Risse und Sprünge bekommen. Was aber besonders auffällt, ist der Umstand, daß durch den Druck der unscharfen Messerstelle die sekundären Wandschichten vielfach von den Mittellamellen losgesprengt werden, ohne daß es zu deren Zerstörung kommt. Nicht die Mittellamellen als solche erweisen sich hier als die Stellen des geringsten Widerstandes. Wir machen uns diese Erfahrung zunutze und fertigen nun mit einem gleichmäßig abgestumpften Messer, etwa auch einem Skalpell oder Taschenmesser, von trockenen Hölzern Querschnitte an. Wir finden jetzt solche Trennungen in viel reichlicherem und stärkerem Maße, sowohl bei Nadel- als auch bei Laubhölzern. Bei letzteren (Fig. 18, Robinia) äußern sie sich meist in der Weise, daß die Holzfaserkomplexe von engen Spalten durchsetzt sind, die dadurch zustande kommen, daß auf längere Strecken hin

an einer Seite die sekundären Wandschichten von der Mittellamelle abgesprengt werden. Die zwischen den abgesprengten Zellen liegenden Mittellamellen verbleiben somit zur Gänze an den Zellen auf der anderen Seite des Spaltes. Bei den Nadelhölzern treten ganz

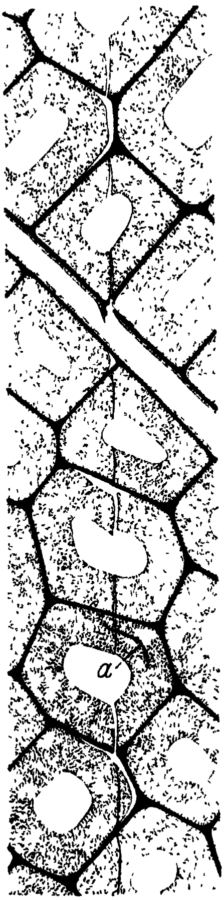


Fig. 17

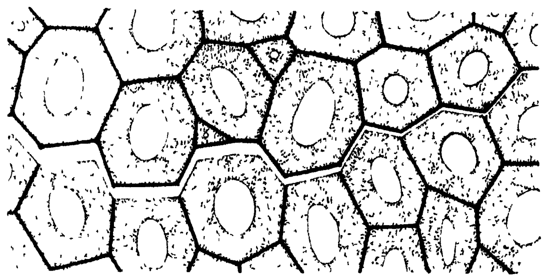


Fig. 18

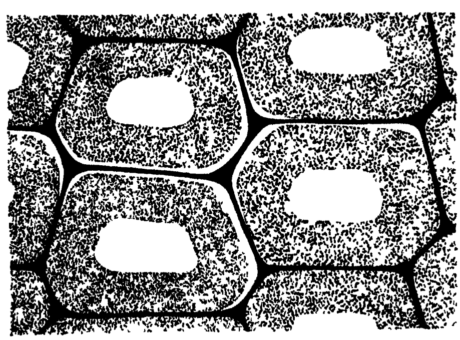


Fig. 19

analoge Rißbildungen auf. Ich beschäftige mich mit ihnen näher anläßlich umfangreicher Untersuchungen an Portlandzement-gebundenen und Magnesit-gebundenen Holzwolle-Bauplatten[1]). Als häufige Erscheinung durchziehen feine Längsspalten die Spätholzteile in der Holzwolle (Fichtenholz). Da sie auch in ver-

---

[1]) Ein kurzer Auszug aus diesen Untersuchungen, der die für das Baugewerbe wichtigsten Ergebnisse enthält, erschien unter dem Titel: „Zement als Feind des Holzes" in der Österr. Bauzeitung **1** (1936) Nr 18 und 19

schiedenen Proben von ungebundener Holzwolle anzutreffen sind, handelt es sich anscheinend um eine für dieses Holzprodukt charakteristische Bildung, die auf den Herstellungsvorgang zurückzuführen ist.

Für das eingehende Studium dieser Zelltrennungen erwiesen sich gerade die Nadelhölzer als besonders geeignet. An den trocken

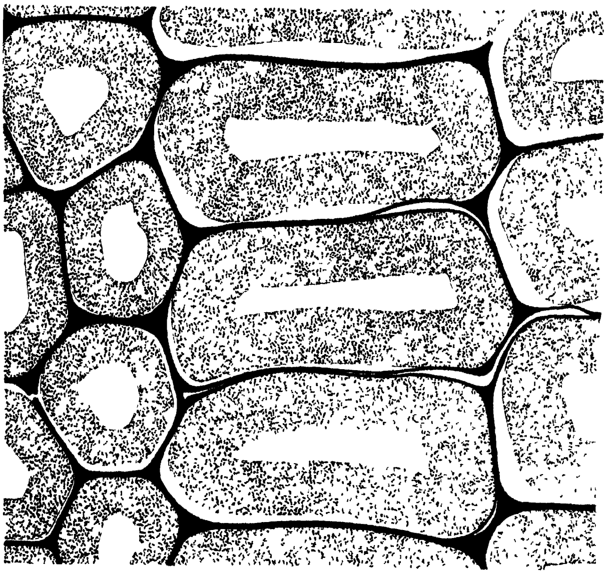


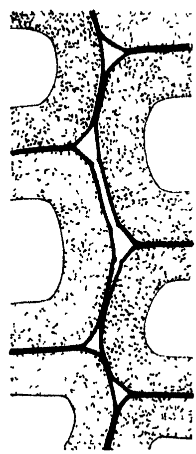
Fig. 20

mit einem stumpferen Messer angefertigten Querschnitten (meist Fichtenholz, daneben auch Tannenholz) zeigte sich, daß die Trennungen hauptsächlichst an der Grenze der äußeren Schichte der sekundären Wand und der als Cambialwand bezeichneten Schicht der zusammengesetzten Mittellamelle (Kerr u. Bailey 1934, Bailey u. Kerr 1935) erfolgt. Die polarisationsmikroskopische Untersuchung ließ keinen Zweifel darüber. Die Sprengung erfolgt gelegentlich an der ganzen Oberfläche der Tracheide, meist aber nur lokal. Erfolgt sie gleichzeitig in zwei benachbarten Tracheiden an der angrenzenden Wand, so liegt dann die Mittellamelle oft auf lange Strecken isoliert zwischen beiden (Fig. 19).

Neben dieser Art der Trennung kann man, wenn auch wesentlich seltener, eine andere finden, daß nämlich die Mittellamelle im Bereiche der Interzellularsubstanz gespalten wird (Fig. 20). Sie trennt sich dabei in zwei gleich dicke, glatt begrenzte Lamellen. In

den Zwickeln löst sich entweder die Cambialwand von der Interzellularsubstanz los oder letztere wird durchrissen. In dem Interzellularen-reichen Druckholz kann man die Spaltung der Mittellamelle, die von einem Interzellularraum ihren Ausgang nimmt, häufiger antreffen (Fig. 21).

Nicht die zusammengesetzte Mittellamelle schlechthin ist somit im Zellverband des Holzes der Ort des geringsten Widerstandes, sondern wir müssen zwei solche Orte unterscheiden: vor allem die Grenze von Sekundärwand und Cambialwand und dann die Interzellularsubstanz.


Fig. 21

Die gleichen Arten von Zelltrennungen finden sich an grünem oder vor der Schnittanfertigung in Wasser gekochtem Nadelholz. Ich beobachtete Sprengung zwischen Sekundärwand und Cambialwand bei grünem Holz von Laburnun vulgare, Robina pseudacacia u. a., bei gekochtem Holz von Laurus nobilis, Liriodendron tulipifera, Drimys Winteri, Dr. Granatensis, Dr. chilensis, Pirus malus u. a., ferner an unter Dampf hergestellten Querschnitten von Caesalpinia echinata, C. Sappan, Pterocarpus santalinus, Physocalymna scaberrima, Schinopsis Balansae, Brosimum Aubletti, Guajacum officinale u. a.[1]).

Wird bei dünnwandigen Fasern die Sekundärwand von der Mittellamelle abgesprengt, so kann sie gleichzeitig gefaltet, geknickt, gelegentlich auch zerrissen werden (Kisser 1928 c). Diese Art der Deformierung ist in ausgeprägter Form an den Frühholztracheiden von Nadelhölzern anzutreffen, aber auch an den Fasern von Laubhölzern ist sie zu finden, wenn die Schnittanfertigung mit einem nicht sorgfältig geschärften Messer erfolgt (Fig. 22). Der Zusammenhang der Deformierung mit der Druckwirkung (D) des Messers (M) und der Schnittrichtung (S) wird aus der Fig. klar ersichtlich, ebenso auch, daß die Art der Deformierung von der Querschnittsform der Zelle und ihrer Lage zum Messer abhängt. Bei der oberen Tracheide hat das Messer zunächst die sekundäre Wand von der Mittellamelle abgesprengt; bei der Vorwärtsbewegung des Messers weicht die losgelöste Sekundärwand zuerst dem Messer aus, wird

[1]) Die gleiche Art von Zelltrennungen kommt auch bei Bastfaserbündeln vor. Ich verweise nur auf die Bastbelege der Bündel in den Blättern von Phormium tenax, die bei unsachgemäßem Schneiden ganz zerklüftet werden, auf die Bastfaserbündel in den Borken von Quercus-Arten und dgl. mehr.

in der Schnittrichtung vorwärtsgeschoben, dabei gefaltet und dann erst durchschnitten. In der unteren Tracheide befindet sich die Falte an einer anderen Stelle, da hier beim Vorwärtsschieben der losgelösten Wandschicht durch das Messer der Spalt immer größer wird; an irgendeiner Stelle knickt dann die abgesprengte obere Wandschicht ein.

Nach Frey-Wyssling (1938 a) soll durch die Behandlung des Holzes mit Dampf während des Schneidens der Zusammenhalt der Zellen gelockert werden und Zerfall der Schnitte in einzelne Zellen erfolgen. Die Lockerung des Zusammenhaltes wird daraus gefolgert, daß bei Buchenholz die Gefäße von den aufquellenden Fasern hie und da ganz eingedrückt werden Mit diesem Punkt haben wir uns schon früher auseinandergesetzt. Die Ursachen für den Zerfall haben jetzt die vorstehenden Ausführungen aufgezeigt. Ich habe aber trotzdem noch ganz spezielle Versuche mit Fichten- und insbesondere mit Buchenholz durchgeführt und diese Hölzer unter Dampf geschnitten, obwohl die Anwendung dieser Methode hier sonst nicht notwendig ist. Beim Fichtenholz waren zunächst beim Schneiden unter Dampf keine Zelltrennungen zu bemerken; wahrscheinlich war das Messer zu scharf. Wurde es aber auf dem gelben belgischen Stein unter Alkoholbefeuchtung geschliffen, wodurch die Schneide eine sehr grobe Zähnung erhält, und dann ohne Abziehen auf dem Riemen verwendet, so stellten sich geringe Verziehungen im Frühholz und vereinzelte Zelltrennungen im Spätholz in der beschriebenen Weise ein. Trocken und unter Dampf hergestellte Schnitte verhalten sich demnach vollkommen übereinstimmend. Bei Buchenholz waren Zelltrennungen unter diesen Umständen weniger häufig, nur wenn das Messer durch längere Benutzung noch mehr abgestumpft wurde, erschienen sie häufiger. Der von Frey-Wyssling bei der Anfertigung von Schnitten durch Buchenholz mit Hilfe meiner Dampfmethode beobachtete Zerfall der Schnitte in einzelne Zellen steht demnach in gar keinem Zusam-

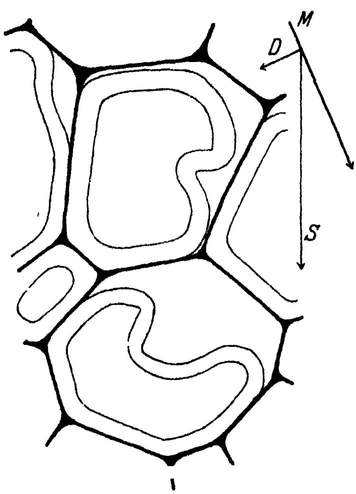


Fig 22

menhang mit der benutzten Schneidemethode, sondern dürfte mit dem benutzten Messer zusammenhängen.

Zusammenfassend ergibt sich demnach folgendes: Durch die mechanische Beanspruchung eines Holzes bei der Schnittanfertigung (Querschnitte) können je nach dem Zustand der Schneide und auch der Art der Messerstellung spärlichere oder häufigere Zelltrennungen hervorgerufen werden, die immer in ganz bestimmter Weise erfolgen, sofern nicht durch eine zu grobe Behandlung eine Zertrümmerung der einzelnen Wandschichten erfolgt. Dabei ist es gleichgültig, ob trockenes, grünes, gekochtes oder während des Schneidens mit Dampf behandeltes Holz vorliegt. Die Zelltrennungen erfolgen immer in der gleichen Weise, und zwar in den meisten Fällen durch Absprengung der sekundären Wandschicht von der Cambialwand, seltener durch Spaltung der zusammengesetzten Mittellamelle im Bereiche der Interzellularsubstanz. Die Cambialwand, die den Rest der ursprünglichen Wand der Meristemzellen darstellt (KERR u. BAILEY 1934 BAILEY u. KERR 1935), enthält reichlich Pektin und nachträglich eingelagertes Lignin und das ursprüngliche Zellulosegerüst. Ein ganz anderes Gefüge weist die anschließende äußere Schicht der Sekundärwand auf. Als Gerüstsubstanz sind hier Zellulosemicelle vorhanden, die fast im rechten Winkel zur längeren Zellachse verlaufen, daneben als Intermicellarsubstanzen Pektin und Lignin. Die Verkittung dieser Schichte mit der Cambialwand scheint nur schwach zu sein, da bei mechanischen Insulten so leichte Trennung erfolgt und ganz glatte Trennungsflächen auftreten. Da die beiden Schichten ganz anders geartete Zellulosegerüste besitzen, scheinen sie kaum durch Zellulosefibrillen miteinander verbunden zu sein. Es dürften sich demnach in dieser Zone nur Pektinstoffe, vielleicht auch Lignin finden, dieselben Baustoffe wie in der Interzellularsubstanz. Das würde auch erklären, warum gerade hier die Trennungen erfolgen können, da das verfestigende Zellulosegerüst fehlt.

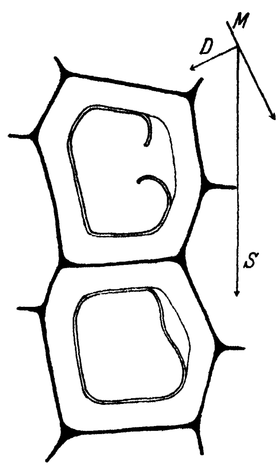


Fig. 23

Daß aneinander grenzende Schichten mit verschiedenem Zellulosegerüst leicht voneinander getrennt werden können, geht auch aus einer Beobachtung hervor, die ich schon vor Jahren mitgeteilt

habe (Kisser 1928 c), daß nämlich beim Schneiden mit unscharfen Messern die Innenschicht der Sekundärwand von Nadelholztracheiden leicht von der zentralen Schicht abgesprengt werden kann (Fig. 23). Während nämlich die Zellulosemicelle der zentralen Schicht steil aufgerichtet und fast in der Längsrichtung der Zellen orientiert sind, ist für die innere Schicht eine fast rechtwinklig zur Hauptachse der Zelle verlaufende Fibrillenrichtung der Zellulose charakteristisch.

In all den hier genannten Fällen handelt es sich somit um eine „Schichtenspaltung“ im Sinne von Küster (1935)

Zerreißungen und Zertrümmerungen von Zellwänden

Beim Schleifen des Holzes, bei der Herstellung von Holzmehl, beim Feilen, Raspeln, Bohren, Fräsen von Holz u. dgl. finden vielfache Zerreißungen der Zellen und oft auch weitgehende Zertrümmerungen ihrer Wandungen statt. Auch bei der Schnittanfertigung sind solche Zerstörungen möglich. Beim Versuch, sehr harte Hölzer ohne vorhergehende Erweichung zu schneiden, splittern oft die Schnitte. Neben Trennungen längs der Mittellamelle brechen die Zellen vielfach durch. Auch weiche Hölzer, wenn mit einem stumpfen Messer geschnitten, weisen vielfache Zerreißungen einzelner Membranschichten oder der ganzen Wände auf. Ob diese Zerstörungsbilder bestimmte Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen, die Rückschlüsse auf das gröbere oder feinere Membrangefüge gestatten, läßt sich heute noch nicht abschließend sagen, da viel zu wenige Erfahrungen auf diesem Gebiete vorliegen. An Längsschnitten, die mit einem stumpfen Messer hergestellt werden, weisen die Wände vielfach eine fibrillöse Zerfaserung auf. Bei technischen Zerreißversuchen beobachtete Frey-Wyssling (1938 a) namentlich bei der Weißtanne, weniger bei Laubhölzern, daß die parallel zur Dehnungsrichtung verlaufenden Reißflächen mit einem feinen Flaum bedeckt sind; das gleiche ist häufig an gespaltenem Nadelholz der Fall. Der Flaum besteht aus Fibrillen, die durch Längsspaltung der Tracheiden entstanden sind. Er ist um so ausgeprägter, je trockener das zerrissene Holz ist und je größer die entstandenen Längsrißflächen sind. Nach Bailey und Kerr (1935) handelt es sich bei diesen Fibrillen nicht um eigentliche Bauelemente, sondern nur um Zellwandbruchstücke.

In solchen Fällen, wo die Spaltung und Auflockerung der Membran den Streifensystemen der Wand folgt, spricht Küster (1935) von „Streifenspaltungen“. Es scheinen aber Spaltungen der Mem-

bran auch ganz unabhängig von der durch die Neigung der Tüpfel angezeigten schraubigen Membranstruktur stattfinden zu können Denn SANIO (1863) fand nach Mazeration des Holzes von Jatropha manihot an den Holzfasern häufig Spalten, die sehr steil rechtsläufig sind und daher die linksläufigen Tüpfel kreuzen. Auch vor der Mazeration sind solche Spalten bereits vorhanden, aber weniger deutlich zu sehen.

Bei Zerreißungsversuchen an mikroskopischen Schnitten hängt die Gestalt der Rißlinien davon ab, ob die Längsschnitte lufttrocken, in heißem Wasser, nach Einwirkung von Zinkchlorid oder SCHULZEschem Gemisch zerrissen werden (FREY-WYSSLING 1938 a), die einzelnen Fasern reißen dabei aber quer durch. Andererseits fand aber ROBINSON (1919) bei Zerreißversuchen mit Holz von Picea sitchensis und Fraxinus excelsior, daß das Zerreißen der Tracheiden bzw. Fasern durch Rißlinien und Sprünge eingeleitet wird, welche die gleiche Neigung wie die Tüpfelporen zeigen. Die Rißflächen lassen hier demnach innige Beziehungen zum feineren Wandgefüge erkennen. Bei brüchigen Proben von Picea sitchensis und auch anderen harten Hölzern verlaufen dagegen die Rißflächen quer durch die Zellen.

Verzerrungen von Schnitten

Die an unter Dampf hergestellten Schnitten beobachteten Verzerrungen des Bildes bringt FREY-WYSSLING (1938 a) mit der gegenseitigen Verschiebbarkeit der aufgequollenen Holzfasern in Zusammenhang. Deformierungen von Schnitten bei der Schnittanfertigung sind durchaus möglich: sie können sich sowohl in einer Zusammenpressung als auch Verziehung äußern (KISSER 1930). Der abgetragene Schnitt weist dann einerseits eine geringere Flächenausdehnung, andererseits eine andere Form als die Schnittfläche auf, so daß beide nicht mehr zur Deckung gebracht werden können. Solchen Formänderungen sind vor allem plastische Materialien zugänglich, deren einzelne Teilchen durch die Druckwirkung des Messers leicht gegeneinander verschoben werden können. Diese Voraussetzung trifft aber für Hölzer nicht zu und ich selbst habe auch bei den vielen Hölzern, die ich unter Dampf geschnitten habe, niemals etwas derartiges bemerken können. Es ist daher naheliegend, daß das von FREY-WYSSLING festgestellte verzerrte Bild seiner Schnitte nicht mit dem Objekte und der Methode, sondern mit dem Messer bzw. der Messerstellung in Zusammenhang zu bringen ist. Beim Schneiden unter Dampf wird auch die beste Schneide sehr

bald stumpf, weshalb ich für diesen Zweck Messer aus rostfreiem Stahl eingeführt habe (Kisser 1928 b). Erfolgt aber die Schnittanfertigung mit einem stumpfen Messer, dann können selbst Schnitte von sehr harten und normalerweise kaum nachgiebigen Materialien Verzerrungen erleiden. Trocken hergestellte Querschnitte von Nadelhölzern, die doch sicherlich nicht plastisch sind, zeigen in einem solchen Falle besonders an den Frühholztracheiden auffallende Veränderungen. Neben Absprengungen von Wandschichten, die schon in einem früheren Abschnitt besprochen wurden, weisen sie deutliche Verziehungen in der Schnittrichtung auf Diese Veränderung ist irreversibel; sie ist auf Zertrümmerungen des Wandgefüges durch den Druck des Messers zurückzuführen. Wie leicht im übrigen durch Druck in der verholzten Wand Knickungen entstehen können, geht aus der Beobachtung von Robinson (1919) hervor, daß die bei Druckbelastung auftretenden Querstreifen auch bei der Anfertigung von Längsschnitten von lufttrockenen Hölzern mit sehr gut geschärften Messern erzeugt werden können.

Verzerrungen an Schnitten können demnach auf verschiedenen Ursachen beruhen, die im einzelnen Falle einer näheren Analyse bedürfen. Auf keinen Fall aber können unter Dampf hergestellte Schnitte eine auf Plastizitätsänderungen der Mittellamelle beruhende Verzerrung erleiden.

Die Aufschließung verholzter Zellwände durch mechanische Eingriffe

Das Zellulosegerüst der verholzten Wand besteht aus Micellarverbänden, die ein fein verzweigtes und verästeltes zusammenhängendes Hohlraumsystem bilden (Frey-Wyssling 1938 b). In den größeren submikroskopischen Räumen erfolgt die Einlagerung von Pektin und Lignin und diese Füllstoffe umhüllen gleichzeitig die Kettenmoleküle. Eine Reihe von Befunden deutet darauf hin, daß bei mechanischen Einwirkungen die submikroskopischen Räume erweitert und die Füllstoffe vom Zellulosegerüst abgesprengt werden Beide werden dadurch der Einwirkung von Reagentien leichter zugänglich.

Das starke Absorptionsvermögen von Sägemehl der Weißbuche für Metallsalze schreiben Kisser und Lettmayr (1933) den Pektinstoffen zu und nehmen an, daß durch die vielfältige Zertrümmerung der Fasern beim Sägeprozeß die Membranen aufgeschlossen werden. Die Pektinstoffe werden von der Umhüllung und Inkru-

stierung durch die anderen Membranstoffe befreit und ihr Absorptionsvermögen kann sich jetzt voll auswirken. Dies steht im Einklang mit den Befunden von DEVAUX (1901 a, b), daß nach Zerstörung des Lignins mittels Eau de Javelle verholzte Membranen zu einer stärkeren Metallspeicherung befähigt sind. Infolge stärkerer Eisenspeicherung geben daher auch die Knickungsstellen von Fasern bei der Berlinerblau-Reaktion eine kräftigere Färbung (RICHTER 1922).

In gleicher Weise wird auch die Zellulose durch die mechanische Aufschließung leichter zugänglich. Cuoxam löst aus verholzten Wänden die Zellulose nur schwer und unvollständig, da sie durch das inkrustierende Lignin geschützt ist (VAN WISSELINGH 1924). Wie ich gefunden habe, erfolgt die Lösung der Zellulose an Reißflächen oder Knickungsstellen verholzter Wände viel rascher als an den unversehrten Wandpartien. Auch das Eintreten der schwarzvioletten Chlorzinkjod-Reaktion an verholzten Wänden haben wir uns als eine Sprengung der innigen Verkettung von Zellulose und Lignin bei längerer Einwirkung der Beize vorzustellen, wodurch die Zellulose erst der Reaktion erschlossen wird (FREY 1927).

Über den Zusammenhang zwischen mechanischer Aufschließung der Membran und dem raschen Eintritt der Chlorzinkjod-Reaktion liegt bereits reichliches Beobachtungs- und Tatsachenmaterial vor. Sehr bemerkenswerte Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken wir ROBINSON (1919). Bei Druckbelastungsversuchen mit verschiedenen Hölzern in der Faserrichtung weisen jene Zonen, in denen sich durch das Auftreten der feinen Querstreifen in den Zellen das erste Nachgeben kundtut und in denen dann bei der Endbelastung der Bruch erfolgt, äußerlich keine sichtbaren Veränderungen auf Gegen gewisse Reaktionen und Färbungen verhalten sie sich aber ganz anders als das intakte Holz und können dadurch jederzeit leicht zur Darstellung gebracht werden. So färbt sich bei Picea sitchensis diese Zone durch Chlorzinkjod sofort dunkelblau und hebt sich an Längsschnitten als dunkles Band scharf von dem nur gelb gefärbten unversehrten Holz ab. Bei starker Vergrößerung zeigt sich, daß die zahlreichen feinen Verschiebungslinien als blaue Streifen quer durch die Tracheiden verlaufen und von schmalen gelben Zonen unterbrochen werden. Innerhalb der ganzen nachgebenden Zone sind die blauen Streifen überaus zahlreich und liegen eng beisammen, während sie außerhalb nur spär-

lich anzutreffen sind. Ganz gleich verhalten sich die unter dem Einfluß längs wirkender Scherkräfte entstehenden Trennungslinien, ferner die im Zerreißungsversuche auftretenden Rißlinien und Rißflächen. Jod und Schwefelsäure färben in gleicher Weise wie Chlorzinkjod die nachgebende Zone sofort dunkel. Hingegen lassen Anilinchlorid, desgleichen Phloroglucin und Salzsäure keine Unterschiede zwischen Bruchzone und intaktem Holz erkennen. Ihr unterschiedliches Verhalten kommt ferner bei Vornahme gewisser Doppelfärbungen deutlich zum Ausdruck. Safranin und Haematoxylin, in gleicher Weise Cotton red (Carthemin) und Anilinblau färben die Bruchzone blau, das intakte Holz rot und Anilinchlorid und Anilinblau die Bruchzone blau oder blaugrün, das intakte Holz gelb. Reaktions- und Färbungsausfall sind nach Robinson die Folge einer Demaskierung der Zellulose durch Absprengung der Ligninumhüllung.

Für das Studium solcher Veränderungen erscheinen gewisse substantive Farbstoffe, deren Lösungen keine einheitlichen Systeme darstellen, sondern Farbstoffteilchen unterschiedlicher Größe enthalten, sehr geeignet; sie zeigen nämlich die Erscheinung der sog. Metachromasie und färben Zellwände von verschiedener Dichte mit verschiedener Farbe an. Das Verhalten dieser Farbstoffe ist von Schwarz (1924) und Czaja (1930) eingehend studiert worden. Da nun verholzte Wände im allgemeinen ein viel dichteres Gefüge als zellulosische Wände aufweisen, so färben sie sich auch mit gewissen substantiven Farbstoffen sehr different an. Das gleiche ist der Fall, wenn durch mechanische Einwirkungen auf eine verholzte Wand die Ligninumhüllungen von der Zellulose abgesprengt werden und diese nun zur Farbstoffspeicherung befähigt wird. Wir haben somit in solchen substantiven Farbstoffen nicht nur ein sehr brauchbares Reagens zum Nachweis von Dichteunterschieden in den einzelnen Membranen und Membranschichten (Schneider 1931, Lommatzsch 1939), sondern auch dafür, ob eine verholzte Membran in unverändertem Zustand vorliegt oder mechanisch alteriert wurde. Schon Schwarz (1924) hat darauf aufmerksam gemacht, daß sich Holzschnitte nach starker Quetschung wie Zellulosewände färben daß sich Korkzellen, die verwittern und dabei eine gewisse Gefügelockerung erfahren haben, wie Lignin- oder Zellinwände verhalten und dgl. mehr. In der Folgezeit hat dann Fichte (1929) diese Färbungen zur Sichtbarmachung von Strukturänderungen am Holz durch technische Einflüsse verwendet und konnte Lockerungen des

Gefüges nach verschiedener Art der mechanischen Beanspruchung einwandfrei nachweisen.

Nach MÜLLER (1921) geben die Knickungsstellen von Hanffasern eine besonders deutliche Färbung mit Chlorzinkjod. Rasche Violettfärbung der Randpartien von Mikrotomschnitten von Hölzern mit Chlorzinkjod zum Unterschied von den zentralen Partien fanden ALEXANDROV und DJAPARIDZE (1927). KISSER und LETTMAYR (1933) zeigten dann, daß dies eine Folge der Membranaufschließung durch die Druckwirkung beim groben Zuschneiden des Holzblockes ist Tatsächlich kann man einen sofortigen Eintritt der Chlorzinkjod-Reaktion erreichen, wenn man vor der Ausführung der Reaktion den Schnitt an einzelnen Stellen mit einem harten Gegenstand drückt oder quetscht. Das gleiche gilt für einen in Chlorzinkjod-Lösung liegenden Schnitt (FREY-WYSSLING 1935). Ein sehr rascher Reaktionseintritt findet ferner an solchen Schnittstellen statt, wo durch Messerunschärfen die Schnittfläche aufgerauht oder die Zellwände geknickt oder zerfasert wurden (KISSER u. LETTMAYR 1933). Um festzustellen, in welchem Maße überhaupt bei der Schnittanfertigung diese Membranaufschließung erfolgt, haben KISSER und LOHWAG (1937) diese Frage näher studiert. Dabei ergab sich, daß auch sehr sorgfältig geschärfte Messer Spuren am Schnitt hinterlassen können, die sich mit Chlorzinkjod dunkel schwarzviolett verfärben und sich dadurch von der übrigen gelbbraun gefärbten Membranmasse deutlich abheben. Diese Spuren kommen dadurch zustande, daß auch die beste Schneide keine ideale Gerade darstellt sie sind vielfach so fein, daß sie erst bei stärkeren Vergrößerungen deutlich sichtbar werden.

Somit kann die Chlorzinkjod-Reaktion als ein sehr empfindlicher Indikator dafür gelten, ob verholzte Membranen durch Knickungen, Stauchungen oder sonstige mechanische Einwirkungen eine Veränderung ihres ursprünglichen Gefüges erfahren haben. Ich habe sie daher auch bei der Untersuchung von Lignostone und Bugholz herangezogen. Von durch mehrere Stunden in Wasser gekochten Stücken von Lignostone und normalem Buchenholz wurden mit dem Mikrotom Querschnitte hergestellt und nebeneinander in Chlorzinkjod eingelegt. Die Schnitte vom Lignostone nehmen zum Unterschied von denen des unversehrten Holzes schon nach wenigen Minuten eine kräftige rötlich-violette Färbung an, wobei aber innerhalb des Schnittes die Färbung ungleich und mit verschiedener Intensität eintritt; manche Zellen und Zellkomplexe und auch

Teile einzelner Zellen färben sich rascher und stärker an, andere wiederum schwächer oder auch gar nicht. Dies hängt offenbar von dem verschiedenen Grad der bei der Pressung verursachten Deformierung ab. In gleicher Weise trat auch die Färbung beim Bugholz und beim „Patent-Biegeholz" sehr rasch ein; schon kurz nach dem Zufügen der Chlorzinkjodlösung trat der deutliche Unterschied gegenüber intaktem Holz hervor. Auch durch Anfärbung mit den früher genannten substantiven Farbstoffen, die mir in entgegenkommendster Weise von den einzelnen Werken der I. G. Farbenindustrie-A.G. durch die „Detag" in Wien I, in reichlicher Auswahl zur Verfügung gestellt wurden, ließen sich sehr wertvolle Einblicke in die stattgefundenen Gefügeveränderungen gewinnen. worüber an anderer Stelle noch ausführlich berichtet werden wird.

Schlußbemerkung

Die technischen Eigenschaften eines Holzes ändern sich mit dem Zustand, in dem es sich befindet, ob es also trocken oder grün ist, oder gedämpft und dabei noch heiß oder bereits erkaltet vorliegt. Sie setzen sich aus der Summe der Eigenschaften der einzelnen, die verholzte Zellwand aufbauenden Schichten zusammen Daß es sehr wohl möglich ist, nach mechanischer Beanspruchung bzw. Überbeanspruchung eines Holzes auf mikroskopischem Wege einen tieferen Einblick in diese Eigenschaften und ihre Änderungen zu gewinnen, habe ich durch die vorstehenden Ausführungen zu zeigen versucht. Diesen Einblick noch mehr zu vertiefen und abzurunden wird Aufgabe weiterer Untersuchungen sein.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Die bei mechanischer Beanspruchung bzw. Überbeanspruchung von Holz auftretenden mikroskopischen Strukturänderungen werden näher untersucht. Dabei werden die bei der Schnittanfertigung für mikroskopische Zwecke auftretenden Veränderungen besonders berücksichtigt.

In diesem Zusammenhang wird auch geprüft, ob die Erweichung von Holz nach chemischen oder physikalischen Verfahren mit nachweisbaren Veränderungen an den Zellwänden verbunden ist.

Starke Oxydationsmittel greifen das Lignin an und wandeln die Zellulose in Oxyzellulose um. Die Wirkung der Karbolsäure dürfte auf einer teilweisen Lösung des Lignins zu beruhen. Fluorwasserstoffsäure wandelt die Zellulose teilweise in Hydrozellulose um und wirkt stark hydrolysierend. Durch Behandlung von Holz

unter Druck bei höherer Temperatur mit Wasser werden Zellulose und Lignin angegriffen, dagegen scheint durch Alkohol unter diesen Bedingungen nur ein teilweiser Ligninabbau stattzufinden, dagegen das Lignin zur Quellung gebracht zu werden.

Bei den physikalischen Erweichungsmethoden werden die entquollenen Zellwände durch Wasserzufuhr wieder geschmeidiger und bildsamer gemacht. Da beim Austrocknen von grünem Holz allem Anschein nach gewisse irreversible Veränderungen an den Membrankolloiden vor sich gehen, ist grünes Holz besser schneidbar als trockenes, das durch Einlegen in Wasser von Zimmertemperatur wieder zur Aufquellung gebracht wird. Durch Kochen von Holz in Wasser wird eine vorübergehende starke Erweichung erreicht, die aber beim Erkalten wieder zurückgeht. Durch Schneiden von Holz unter Dampf kann dieser günstige Erweichungsgrad voll ausgenützt werden.

Entgegen der Auffassung von Frey-Wyssling findet bei Behandlung von Holz mit strömendem Wasserdampf keine Veränderung statt, die das Bild der mikroskopischen Schnitte unnatürlich verändern würde. Die starken Membranaufquellungen sind reversibel, mit Ausnahme jener, an denen Hemizellulosen beteiligt sind. Mit Hilfe einer neuen Methode, der „Streifenmethode", ließ sich einwandfrei nachweisen, daß die von Frey-Wyssling angenommene Verschieblichkeit der Holzfasern durch Erhöhung der Plastizität der zusammengesetzten Mittellamelle unter der Einwirkung strömenden Wasserdampfes nicht zu recht besteht. Im Gegenteil besitzt die Mittellamelle ausgesprochene elastische Eigenschaften und ist wesentlich elastischer als die Sekundärwand.

Das mikroskopische Strukturbild des „Lignostone", eines veredelten Holzproduktes, hat Frey-Wyssling ebenfalls mit Plastizitätsänderungen der Mittellamelle und Verschiebung der Fasern zu erklären versucht. Eigene Untersuchungen zeigten jedoch, daß dies nicht zutrifft, sondern daß sich im Gegenteil die Mittellamelle gegen Deformierungen als besonders widerstandsfähig erweist und daß beim Lignostone-Prozeß die sekundären Wandschichten teils reversible, teils irreversible Deformierungen erleiden, wobei die letzteren eine Folge der mechanischen Überbeanspruchung sind.

Auch die Formgebung und Formerhaltung des Bugholzes hat entgegen der Annahme von Frey-Wyssling mit einem „Aneinander-vorbei-Gleiten" der Holzfasern nichts zu tun. Vielmehr erfolgt beim Biegevorgang eine Druckstauchung an der Konkavseite, wodurch

die Sekundärwandschichten jene überaus zahlreichen und feinen Verschiebungslinien erhalten, wie sie zuerst von Robinson für in der Faserrichtung druckbelastete Hölzer beschrieben wurden. Dagegen weist die Mittellamelle keine Veränderungen auf, sie erweist sich auch hier als besonders stark elastisch deformierbar. Die gleichen Veränderungen wurden auch an dem durch Längsstauchung gewonnenen „Patent-Biegeholz" festgestellt.

Für die auffallende Tatsache, daß ein Holz, dem im aufgequollenen Zustand eine bestimmte Zwangsform gegeben wird, diese bei Trocknung in der Zwangslage beibehält, wird eine Erklärung gegeben.

Durch starke Druckwirkung des Messers bei der Anfertigung von Holzquerschnitten können Zelltrennungen auftreten, wobei der Zustand des Holzes gleichgültig ist. Die Trennungen erfolgen hauptsächlich durch Absprengung der Außenschicht der Sekundärwand von der Cambialwand; sie werden darauf zurückgeführt, daß diese beiden Schichten ganz anders geartete Zellgerüste besitzen und daher keine innige Verbindung aufweisen. Aus dem gleichen Grunde können sich auch die Innenschichten der Sekundärwand von den Zentralschichten leicht ablösen. Seltener erfolgt die Spaltung der zusammengesetzten Mittellamelle im Bereiche der Interzellularsubstanz.

Über Zerreißungen und Zertrümmerungen von Zellwänden liegen bisher noch zu wenige Detailuntersuchungen vor, so daß derzeit ein abschließendes Urteil noch nicht möglich ist, unter welchen Umständen Rißflächen Beziehungen zu dem feineren Membrangefüge aufweisen.

Die an mikroskopischen Holzschnitten auftretenden Verzerrungen können auf verschiedenen Ursachen beruhen (Härte des Materials, Schärfe des Messers, Messerstellung, Schnittdicke), die jeweils näher analysiert werden müssen.

Durch mechanische Beanspruchung erfolgt ferner eine Aufschließung der verholzten Membranen, indem die submikroskopischen Räume erweitert und die Umhüllung des Zellulosegerüstes durch die Füllstoffe (Lignin, Pektin) gesprengt wird. Die Aufschließung äußert sich in einem gesteigerten Speicherungsvermögen der freigelegten Pektinstoffe für Metallsalze, in einer leichteren Zugänglichkeit der Zellulose für Kupferoxydammoniak, in einem raschen Eintritt der Chlorzinkjod- und Jod-Schwefelsäure-Reaktion und in ihrer Anfärbbarkeit mit Zellulose-Farbstoffen.

Schriftenverzeichnis

W. G. ALEXANDROV und L. J. DJAPARIDZE, Über das Entholzen und Verholzen der Zellhaut. Planta 4 (1927) 467—475. — ANONYMUS, Lignostone, das veredelte Holz mit metallartigen Eigenschaften. Die Holzindustrie, Heidelberg 1931, H. 47. — Ders., Lignostone Interessantes aus einer welteinzigen Fabrik Ebenda. 1932, H. 6. — A. J. BAILEY, Precision sectioning of wood. Stain Technology 12 (1937) 159—166. — I. W. BAILEY and TH. KERR, The visible structur of the secondary wall and its significance in physical and chemical investigation J. of the Arnold Arboretum 16 (1935) 275—300. — A. TH. CZAJA, Untersuchungen über metachromatische Färbungen von Pflanzengeweben. I. Substantive Farbstoffe. Planta 11 (1930) 582—626. — M. DEVAUX, Sur les réactifs colorants des substances pectiques. Act. de la Soc. Linnéenne de Bordeaux Sér VI, t. 6, 1901, 33. (a) — Ders., Sur la coloration des composés pectiques. Ebenda, 87. (b) — W. FR. EXNER, Das Biegen des Holzes. 4. Aufl., neubearb. von G LAUBOCK, Leipzig 1922. — E. FICHTE, Strukturveranderungen am toten Holz durch technische Einflüsse und ihre Sichtbarmachung durch Färbungen. Angew. Bot 11 (1929) 77—112. — A. FREY, Das Wesen der Chlorzinkjodreaktion und das Problem des Faserdichroismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 67 (1927) 597—634. — A FREY-WYSSLING, Die Stoffausscheidungen der höheren Pflanzen. Berlin 1935 — Ders., Die mikroskopische Holzstruktur bei technischer Überbeanspruchung Bericht Nr. 119 der Eidgen Materialprüfungs- und Versuchsanstalt für Industrie, Bauwesen und Gewerbe, Zürich 1938, S. 23—32. (a) — Ders., Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate Berlin 1938. (b) — E HAGGLUND, Holzchemie. 2. Aufl., Leipzig 1939 — W. M. HARLOW, Contribution to the chemistry of the plant cell wall. IV. Some microchemical reactions of woody tissues treated with hydrofluoric acid. Bull N. Y State Coll Forestry, Nr 26, 1928. — K. HESS, Die Chemie der Zellulose und ihrer Begleiter. Leipzig 1928. — E C. JEFFREY, Anatomy of woody plants Chicago 1917. — Ders., Technical contributions. Bot. Gaz 86 (1928) 456—467). — TH KERR, Action of hydrofluoric acid in softening wood. Tropical wood, 1934, Nr 40, S. 37—42. — Ders. and J W. BAILEY, The cambium and its derivate tissues X Structure optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella J of the Arnold Arboretum 15 (1934) 327—349 — J KISSER, Die Dampfmethode, ein neues Verfahren zum Schneiden hartester pflanzlicher Objekte. Zsch f wiss Mikroskopie 43 (1926) 346—354. (a) — Ders., Das Schneiden technisch verwerteter tierischer Hartteile mit Hilfe der Dampfmethode Ebenda 43 (1926) 495—497 (b) Ders., Die Art des Schliffes der Mikrometermesser und ihre Zurichtung für dunnste Schnitte Ebenda 43 (1926) 361—370) — Ders., Der heutige Stand botanisch-mikrotechnischer Schneidemethoden Biologia generalis 4 (1928) 131—180. (a) — Ders., Mikrotommesser und Gleitschienen an Mikrotomen aus rostfreiem Stahl (Zsch f wiss. Mikroskopie 45 (1928) 174—179 (b) — Die erreichbaren Feinheitsgrenzen von Mikrotomschnitten. Mikroskopie f Naturfreunde 6 (1928) 122—126 (c) — Ders., Zur Anfertigung von Mikrotomschnitten von Metallen Zsch f wiss Mikroskopie 47 (1930) 172—180 — Ders., Neue Erfahrungen auf dem Gebiete des Schneidens harter Objekte Ebenda 48 (1931) 320—342. (a) — Ders., Der mikroskopische Aufbau der wichtigsten einheimischen Hölzer Mikroskopie f. Naturfreunde 9 (1931) 136—141, 159—166, 191—197 (b) — Ders., Die botanisch-mikrotechnischen Schneidemethoden, in E. ABDERHALDEN, Handb. d. biolog Arbeitsmethoden,

Abt. XI, T. 4, 1932, 391—738. — Ders., Über die Erweichung harter pflanzlicher Materialien mittels Karbolsäure. Cytologia **5** (1934) 520—525. — Ders. und K. LETTMAYR, Absorptionsversuche an Sägespänen. Zsch. f. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde, Teil A, **29** (1933) 189—195. — Ders. und K. LOHWAG, Histochemische Untersuchungen an verholzten Zellwänden. Mikrochemie **23** (1937) 51—60. — TH. KLEINERT und K. V. TAYENTHAL, Über neuere Versuche zur Trennung von Cellulose und Inkrusten verschiedener Hölzer. Zsch. f. angew. Chemie **44** (1931) 788—799. — E. KÜSTER, Die Pflanzenzelle, Jena 1935. — H. LOMMATZSCH, Unterschiede zwischen Fichtenholz verschiedener Herkunft. Beih. z. bot. Centbl. **60**, Abt. A (1939) 97—134. — W. MÜLLER, Einfluß und Erkennung mechanischer Behandlung der Flachsfaser. (Zur Kenntnis der Verschiebung.) Faserforsch. **1** (1921) 1—25. — H. W. NIESSMANN, Das anormale Dickenwachstum von Mendoncia Velloziana Mark. und Afromendoncia Lindaviana Gilg. Diss. Berlin 1927. — A. B. PLOWMAN, The celloidin method with hard tissues. Bot Gaz. **37** (1904) 456—461. — O. RICHTER, Beiträge zur Eisenaufnahme durch technisch wichtige Fasern und andere pflanzliche und tierische Rohstoffe und ihre Bedeutung für diagnostische Fragen. Faserforschung **2** (1922) 189—255. — W ROBINSON, The microscopical features of mechanical strains in timber and the bearing of these on the structure of the cell-wall in plants. Philos Transact. of the Royal Soc. of London **210** (1921) 49—82. — C. SANIO, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot Ztg. **21** (1863) 85—91, 93—98, 101 bis 111, 113—118, 121—128. — K. SCHNEIDER, Natürliche und künstliche Färbungen von Bastfasern. Faserforschung **9** (1931) 160—207 — R SCHWEDE, Über Strukturveränderungen des Holzes durch Druck Angew. Bot. **2** (1920) 107—112. — FR. SCHWARZ, Metachromatische Färbungen pflanzlicher Zellwände durch substantive Farbstoffe I. Ber. d Deutsch. Bot. Ges. **42** (1924) [21]—[28]. II. Ebenda [28]—[38] —R. TRENDELENBURG, Das Holz als Rohstoff München-Berlin 1939. — C. VAN WISSELINGH, Die Zellmembran, in K LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie. Bd. III/2, Berlin 1925

Hydrographische und biochemische Untersuchungen über die Plankton-Produktionskraft des Süßen Sees bei Halle

Von Horst-Herbert Handke, Halle a. d. Saale

Mit 18 Textfiguren

Inhaltsübersicht

Einleitung.

Untersuchungen produktionsbiologischer Art an Gewässern sind bislang fast ausschließlich mit Hilfe des Verfahrens der Planktonzählung durchgeführt worden. Ganz abgesehen von der Umständlichkeit dieser zeitraubenden Arbeitsweise vermögen die Resultate solcher Zählungen kein richtiges quantitatives Bild von der Produktionskraft eines Gewässers zu liefern.

Vor allem von ozeanographischer Seite sind deshalb in den letzten sechs Jahren Versuche unternommen worden, solche Produktionsmessungen an Hand der im Wasser gegebenen Chlorophyllmenge des Phytoplanktons durchzuführen und damit zu standardisieren. Schon früher haben Jorgensen u. Stiles (1916) die Methode für limnologische Zwecke empfohlen. Harvey (1934) wie auch Riley (1938) benutzten dazu Pigmentextrakte aus einer bestimmten

Wassermenge, die sie kolorimetrisch mit Standardlösungen von Kaliumchromat und Nickelsulfat für Chlorophylle, sowie Kaliumbichromat für Carotinoide vergleichen.

Es ist nicht recht ersichtlich, warum dieser Umweg über den kolorimetrischen Vergleich mit Standardlösungen eingeschlagen wurde. Die direkte photometrische Ausmessung von Extrakten ermöglicht die Bestimmung der Chlorophyllmenge des Phytoplanktons einer bestimmten Wassermenge in mg bzw. γ und die Vergleichung verschiedener Gewässer miteinander, oder — wie in vorliegender Arbeit — die Untersuchung des jahreszeitlichen Rhythmus der Produktionskraft eines Sees.

Von seiten der Meereskundler hat kürzlich Krey (1939) eine Methodik für solche Bestimmungen veröffentlicht. Eine ähnliche Arbeitsweise liegt auch den Ergebnissen der nachstehenden Arbeit zugrunde. Da es sich bei dem untersuchten Gewässer um einen mitteldeutschen See mit limnologisch recht eigenartigem Gepräge handelt, schien es notwendig, diesen einmal bezüglich seiner hydrographischen Verhältnisse, seiner Transparenz und seiner Produktionskraft im Verlaufe eines Jahres zu untersuchen. Die Methodik der Chlorophyllbestimmungen im Wasser führt von selbst zu einer Untersuchung der Farbstoffeinrichtung bestimmter Planktonten ganz allgemein, weshalb ein Kapitel dieser Arbeit der Pigmentanalyse der beiden Hauptvertreter des Planktons — einer Cyanophycee und einer Diatomee — gewidmet ist.

So ergibt sich zwangsläufig folgende Gliederung der Arbeit:

I. Hydrographischer Teil.
II. Biochemische Untersuchung des jahreszeitlichen Rhythmus der Planktonproduktion.
III. Die Farbstoffeinrichtung der beiden Produzenten der Planktonmaxima.

I. Hydrographischer Teil

1. Allgemeines über die Mansfelder Seen

Der im südwestlichen Teil der Provinz Sachsen, ca. 6 km östlich von Eisleben liegende „Süße See" stellt mit 2,61 qkm das größte natürliche Gewässer Mitteldeutschlands dar. Bei einer Länge von 5,2 km und einer Höchstbreite von 800 m vor dem Dorfe Aseleben bildet er ein schmales Wasserbecken, das eine von W.N.W. nach O.S.O. verlaufende Talsenke ausfüllt, die im Norden durch die Mansfelder Hochfläche, im Süden durch einen Höhenrücken mit

dem Wachhügel flankiert wird. Seebecken und Höhenzüge gehören dem unteren Buntsandstein an, dessen Unterlage die Schichten der Zechsteinformation bilden.

Die Entwicklung des Sees wird von Ule (1893) auf ein durch Senkung des Bodens entstandenes altes Flußtal zurückgeführt, in dem durch später hebende Bodenbewegungen das Wasser gestaut wurde. Bezüglich der Einzelheiten sei auf Ule verwiesen. Den Seeboden bildet ein tonig-mergeliges Sediment von mehreren Metern Stärke, das reichlich mit organischen Beimengungen durchsetzt ist.

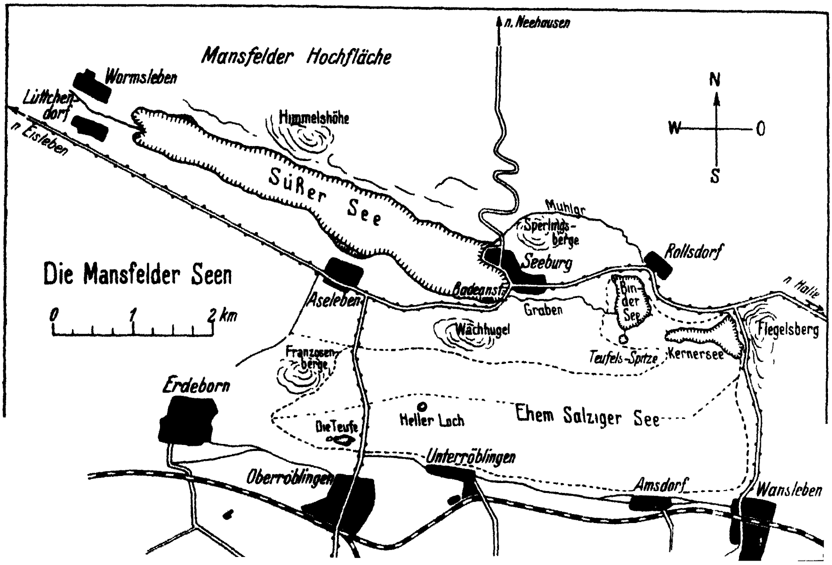


Fig 1 Lageplan der Mansfelder Seen

Der See stellt ein außerordentlich langgestrecktes, flaches Becken dar; die Maximaltiefe — etwa Seemitte auf der Höhe von Asendorf — beträgt knapp 7 m. Der westliche und nordwestliche Teil ist durchwegs relativ flach (Höchsttiefe ca. 3,50 m), das gleiche gilt für den östlichsten, vor Seeburg liegenden Teil; jedoch nimmt hier die Tiefe wesentlich rascher zu, bereits 400 m vom Ostufer entfernt sind Tiefen bis zu 5 m vorhanden. Bezüglich eines eingehenden Tiefenprofiles sei auf Colditz (1914) verwiesen. Die Ufergestaltung ist ziemlich einförmig, ausgesprochene Einschnitte und Buchten sind nirgends zu finden.

Auf Grund der Befunde kann man das Becken sowohl in chemischer und physikalischer, als auch biologischer Hinsicht als einheitlich bezeichnen. Deshalb wurden die Untersuchungen auch auf

den östlichen Teil des Sees beschränkt, wo sich — dem Schloß gegenüber — eine Badeanstalt befindet, die günstige Bedingungen für Probenahme und Messungen an Ort und Stelle ergab[1]). Um gelegentlich Proben aus 5 m Tiefe zu erhalten, wurden Stellen etwa 400—800 m vom östlichen Ufer entfernt aufgesucht.

Dem Süßen See benachbart liegen (bei Rollsdorf) der „Binder See" und der „Kerner See". Sie stellen Reste des ehemaligen „Salzigen Sees" dar, der 1892—95 durch die Mansfelder-Kupfer-A.G. trockengelegt wurde, da seine Wässer in die Schachtanlagen einbrachen. Bei 6,2 km Länge und bis zu 2 km Breite bedeckte er ein Areal von 8,75 qm, seine mittlere Tiefe betrug ca. 7 m. Zwei — wohl durch Erdfälle — wesentlich tiefere Stellen „Die Teufe" und „Heller Loch" bestehen unter diesem Namen noch heute als kleine Gewässer nördlich Oberröblingen. Die Namen „Süßer See" und „Salziger See" erklären sich aus dem damals verschiedenen Mineralsalzgehalt der beiden Gewässer, wozu noch zu bemerken ist, daß der Gesamtsalzgehalt des Süßen Sees erheblich höher war zur Zeit der Trockenlegung seines „salzigen" Partners. Zwischen dem Süßen See und dem 5 m tiefer gelegenen Salzigen See bestanden zahlreiche unterirdische Wasserverbindungen.

Der Süße See gehört in das Flußgebiet der Saale; einen Zufluß erhält er durch die vom Unterharz kommende, am westlichen Ende des Sees mündende, „Böse Sieben", die dort im Laufe der Zeit erhebliche Mengen alluvialen Schwemmsandes abgesetzt hat. Sonstige geringe Zuflüsse sind, von ausgesprochenen Hochwasserperioden abgesehen, von durchaus untergeordneter Bedeutung. Als Abfluß kommt in erster Linie „der Graben" — eine Verbindung zum Binder See hin — in Frage, der während des Jahres 1939 ständig, zeitweise sogar ziemlich beträchtliche Wassermengen führte. Der Abfluß durch den „Mühlgraben" hat, abgesehen von der Hochwasserzeit, völlig aufgehört.

Der Pegelstand wies während der Arbeiten am See keine bedeutenden Schwankungen auf. Die Differenz zwischen dem niedrigsten Punkt (2. VIII.) und dem höchstbeobachteten Stand im Dezember betrug 13 cm, wozu noch zu bemerken ist, daß — nach Aussagen der Anwohner — dieser Hochwasserstand für den Süßen See ungewöhnlich war. Sicherlich ist dieser Stand durch die Überschwemmungen im Frühjahr 1940 wesentlich überschritten worden: leider waren eigene Beobachtungen zu dieser Zeit nicht möglich.

Es hat den Anschein, als ob während des größten Teils des Jahres die Zu- und Abflüsse nur einen verschwindenden Einfluß auf die Höhe des Wasserspiegels haben, worauf auch schon Col-

[1]) Dem Pächter des Bades sei auch an dieser Stelle für die freundliche Überlassung von Räumlichkeiten und für die stete Unterstüzung der laufenden Untersuchungen gedankt.

DITZ (1914) hingewiesen hat. Der Wasserstand regelt sich in erster Linie wohl durch die atmosphärischen Verhältnisse, womit stärkere Pegelveränderungen ausgeschlossen sind; überdies liegt das Seengebiet im Regenschatten des Harzes.

2. *Charakterisierung des Planktons*

Da es nicht im Plan dieser Arbeit lag, eine eingehende Beschreibung der einzelnen Planktonbestandteile zu liefern, wurde auf eine detaillierte Bestimmung des Phytoplanktons zumeist verzichtet. Ebenso wurde das Zooplankton nicht weiter in den Gang der Untersuchungen einbezogen; eine eingehende Charakterisierung dieses Planktonbestandteiles ist bei COLDITZ (1914) zu finden.

Kennzeichnend für den Süßen See ist bezüglich des Phytoplanktons der relativ geringe Artenreichtum bei extrem hoher Individuenzahl für zwei Planktonvertreter. Auch für das Zooplankton wurde diese relative Artenarmut von COLIDTZ beobachtet und mit dem hohen Salzgehalt des Gewässers in Verbindung gebracht.

Im jahreszeitlichen Verlauf der Planktonproduktion des Süßen Sees sind drei deutlich gegeneinander abgegrenzte Perioden zu unterscheiden, die nach den Hauptvertretern des Phytoplanktons als 1. Mischplankton, 2. Cyanophyceenplankton, 3. Diatomeenplankton bezeichnet werden sollen. Jeder dieser Abschnitte zeigt ein ganz bestimmtes Maximum der Ausbildung, um dann langsam abzusinken.

Naturgemäß werden die drei Maxima nicht in jedem Jahr um genau die gleiche Zeit zu erwarten sein, denn die Planktonentwicklung des Süßen Sees scheint im wesentlichen temperaturbedingt, jedoch werden die erwähnten drei Perioden wohl in jedem Jahr ausgebildet. Hierauf deuten auch die Befunde von COLDITZ hin Leider arbeitet dieser Autor mit Begriffen wie Netz- und Zentrifugenplankton, welche die Verhältnisse in der Produktionsfrage nicht eindeutig wiederzugeben vermögen. So rechnet COLDITZ z. B. die Cyanophycee *Microcystis aeruginosa* in der maximalen Entwicklung zum Netzplankton (Kolonien werden im Netz zurückgehalten), erhält also ein ausgesprochenes Minimum im Zentrifugenplankton bei der gerade stärksten Ausbildung der Blaualgen. Meines Erachtens vermag solche Unterscheidung kein eindeutiges Bild von der Produktionskraft eines Sees zu geben; freilich lag auch COLDITZ' Problemstellung in ganz anderer Richtung als bei der vorliegenden Arbeit.

a) Mischplankton

Diese Periode wird charakterisiert durch das relativ starke Auftreten von Chlorophyceen, daneben sind freilich auch *Microcystis* und die Diatomee *Cyclotella* zu finden, wenngleich sie mengenmäßig erheblich zurücktreten. Im Jahre 1939 umfaßte dieser

Abschnitt der Planktonentwicklung etwa die Zeit von Anfang April bis Ende Juli mit einem ziemlich ausgeprägten Maximum Ende Mai. Als Hauptkomponenten — vor allem zur Zeit des Maximums — fand ich *Scenedesmus quadricauda*, weniger stark *Sc. obliquus*, *Pediastrum Boryanum* und eine nicht näher bestimmte, kugelige, koloniebildende Chlorophycee von 2—3 μ ∅. Daneben war etwas *Microcystis aeruginosa* — hauptsächlich in Einzelindividuen — und *Cyclotella Meneghiniana* vorhanden. Anfang April bildete einen großen Anteil *Cryptomonas erosa*, jedoch verschwand dieser Flagellat sehr rasch; Mitte April war er kaum noch zu beobachten. Ende Juni bis Anfang Juli ging *Scenedesmus* bis zum vollständigen Verschwinden zurück, dafür traten neu auf folgende Chlorophyceen: *Botryococcus Braunii*, *Oocystis pelagica*, *Gloeococcus Schroeteri*, *Selenastrum Bibraianum*, *Ankistrodesmus falcatus* und *Pleurococcus spec* (s. u.). Keine dieser Formen erreichte aber auch nur annähernd eine ähnlich starke Entwicklung wie *Scenedesmus*. Der Gesamtplanktongehalt um diese Zeit war überhaupt ziemlich niedrig und hatte Mitte Juli einen relativen Tiefstand erreicht. Von diesem Zeitpunkt ab nahm *Microcystis aeruginosa* rapide zu und leitete in die Periode des

b) Cynophyceenplanktons

über. In der ersten Augustwoche wurden noch einige Anteile am Gesamtphytoplankton durch *Pediastrum Boryanum* und *Oocystis pelagica* gestellt, die jedoch bald darauf praktisch völlig verschwanden. Die oben erwähnte, kugelige Chlorophycee und *Cyclotella Meneghiniana* waren zwar die ganze Zeit über zu beobachten, gingen aber immer mehr zurück und machten einen Anteil aus, der schon Mitte August unter 1% lag. Im September machte sich eine überaus starke Entwicklung der *Mycrocystis aeruginosa* bemerkbar und führte zur Ausbildung einer Wasserblüte, die bei ruhigem Wetter die Oberfläche des Sees stellenweise mit einem hellgrünen Pulver bedeckte. Bei mäßigem Wind bildeten sich zur Windrichtung senkrechtstehende Streifen, während Holzplanken und Ufer mit einer dicken, hellgrünen Schicht überzogen wurden. Ihre Maximalentwicklung zeigte *Microcystis aeruginosa* Mitte bis Ende September. Kolonien kugeliger Chlorophyceen und *Cyclotella Meneghiniana*, daneben auch einige *Botryococcus Braunii*-Kolonien, waren zwar noch vorhanden, fielen aber überhaupt nicht mehr ins Gewicht; ihr Anteil lag — nach meiner Schätzung und nach orientierender Zählung — bestimmt unter 0,1 %. Von ihrem Maximum aus

ging *Microcystis* rapide zurück, dafür wurde von Ende Oktober ab ein Ansteigen der Diatomee *Cyclotella Meneghiniana* beobachtet.

c) Diatomeenplankton

Anfang November waren größere Kolonien der Blaualge kaum noch vorhanden, während der Anteil der Diatomeen gestiegen war (Verhältnis etwa 1 : 1). Ganz vereinzelt traten daneben noch *Botryococcus Braunii* und einige Flagellaten — die nicht näher bestimmt wurden — auf. Anfang Dezember waren Chlorophyceen vollständig, *Microcystis aeruginosa* nahezu völlig verschwunden, so daß das Phytoplankton fast ausschließlich durch *Cyclotella Meneghiniana* gebildet wurde. Anfang Januar 1940 hatte *Cyclotella* noch zugenommen, außerdem waren einige Exemplare von *Surirella ovalis* und *Rhoicosphenia curvata* vorhanden, deren Anteil am Gesamtplankton jedoch sicherlich unter 1% lag. Inzwischen hatte sich der ganze See mit einer relativ starken Eisdecke überzogen.

Die Untersuchungen des jahreszeitlichen Rhythmus mußten hier wegen meiner Einberufung abgebrochen werden. Ein Vergleich mit COLDITZ' Befunden (1914) macht es wahrscheinlich, daß das Diatomeenplankton sich noch etwa bis Anfang Februar auf gleicher Höhe gehalten hat, eventuell noch etwas darüber hinausgegangen ist, um dann langsam auf den tiefsten Punkt der Planktonproduktion des Jahres abzusinken. Nach COLDITZ treten im März grüne Flagellaten auf, das gleiche scheint auch 1939 der Fall gewesen zu sein, denn Anfang April (s. o.) wurde noch *Cryptomonas erosa* gefunden.

Über die Hauptkomponenten des Planktons seien noch kurz einige Bemerkungen angefügt. Von *Microcystis aeruginosa* trat neben dieser eine kleinere Varietät auf, etwa 1—2 μ ∅ (gegenüber 3—7 μ ∅), die von COLDITZ als *Microcystis aeruginosa* var. *minor.* nov. var. bezeichnet wurde (nach seinen Angaben durch LEMMERMANN bestätigt). Sie war das ganze Jahr über neben der normalen *Microcystis aeruginosa* zu finden. BACHMANN (1911) beschreibt eine durch sehr kleine Zellen ausgezeichnete *Microcystis*art, die im Züricher See gleichfalls das ganze Jahr hindurch zu beobachten war, und die in der Diagnose weitgehend mit *M. holsatica* übereinstimmen soll. Ob sie gegebenenfalls mit der im Süßen See vorliegenden kleinen *Microcystis*art zu identifizieren wäre — verschiedene Merkmale scheinen darauf hinzudeuten — lasse ich offen. Für die folgenden Produktionsuntersuchungen und Farbstoffanalysen werden die beiden Varietäten stets als *Microcystis aeruginosa* zusammengefaßt.

Für das *Cyclotella*plankton gibt COLDITZ gleichfalls zwei Arten

an, nämlich *C. Meneghiniana* und *C. hyalina* nov. spec. Cold. Letztere soll nach ihm kleiner sein und eine große Zartheit in der Schale und schwächere Randstreifen zeigen als *C. Meneghiniana.* Hustedt verzeichnet sie nirgends, und nach meinen Befunden nehme ich an, daß es sich auch hier wohl um *C. Meneghiniana* handeln dürfte, weshalb ich keine Unterscheidung mache. Für die Problemstellung dieser Arbeit und die späteren Pigmentanalysen ist diese Frage auch von untergeordneter Bedeutung.

Die als *Pleurococcus spec.* bezeichnete Alge ist eine sehr kleine Chlorophycee, ca. 2 μ ∅, hellgrün gefärbt, stets als Einzelzelle ohne Gallerthülle. Eine sichere Bestimmung war nicht möglich. Colditz (1914) bezeichnete sie als *Pleurococcus punctiformis* nov. spec. Cold.

Abschließend sei eine Liste der beobachteten Planktonalgen beigefügt, ohne daß diese den Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann. Formen, die nur ganz vereinzelt auftraten und keinen Einfluß auf das Gesamtphytoplankton hatten, sind nicht aufgeführt und auch nicht näher bestimmt worden.

Flagellaten:	*Cryptomonas erosa* Ehrbg.
	Bodo globosus Stein.
Cyanophyceen:	*Microcystis aeruginosa*
Chlorophyceen:	*Scenedesmus quadricauda* Bréb.
	Scenedesmus obliquus Kütz.
	Pediastrum Boryanum Menegh.
	Gloeococcus Schroeteri Lemm.
	Botryococcus Braunii Kütz.
	Oocystis pelagica Lemm.
	Ankistrodesmus falcatus Ralfs
	Selenastrum Bibraianum Reinsch
	Pleurococcus spec.
„	kugelige, koloniebildende Chlorophycee (unbestimmt)
Diatomeen:	*Cyclotella Meneghiniana* Kütz.
	Surirella ovalis Bréb.
	Rhoicosphenia curvata Grun.

Das Plankton des (kleineren) Bindersees zeigte eine weitgehende Übereinstimmung mit dem des Süßen Sees. Das ist verständlich, da im Jahre 1939 ein dauernder Zufluß vom größeren Seebecken her bestand. So wurden im Mai bis Juli hauptsächlich folgende Formen gefunden: *Scenedesmus obliquus, S. quadricauda, Closterium lunula, Gloeococcus Schroeteri, Peridinium cinctum* (trat im Süßen See nicht auf), *Cyclotella Meneghinana, Microcystis aeruginosa.* Anfang August trat *Anabaena spiroides* (im Süßen See nie gefunden) als schwache Wasserblüte auf, die von Anfang September ab durch *Microcystis aeruginosa* – vom

Süßen See herübergeschwemmt — überflügelt wurde. Mit Abflauen dieser Massenproduktion ging Microcystis auch im Bindersee zurück. Die wesentlichen Unterschiede im Plankton beider Seen, auf die COLDITZ (1914) hinweist, kann ich also nicht bestätigen; freilich führte „Der Graben" während der Dauer seiner Untersuchungen niemals Wasser im Gegensatz zu 1939, womit der abweichende Befund wohl zu erklären ist. Über das Winterplankton im Bindersee vermag ich nichts auszusagen.

Mit einigen Worten sei noch auf das Litoral des Süßen Sees hingewiesen. Das Eulitoral und Sublitoral (Einteilung nach E. NAUMANNS Limnolog. Terminologie 1931) beschränkt sich auf einen mehr oder weniger starken Bestand von *Phragmites communis*. Der Boden zwischen den Pflanzen ist sehr stark verschlammt, mit Schwemm- und Sinkstoffen durchsetzt; als Faulgase traten Schwefelwasserstoff und Methan in reichem Maße auf. An der Badeanstalt fand sich im Sublitoral *Cladophora glomerata* an Pfählen und Balken. Ihre Entwicklung, die nach einer mündlichen Mitteilung MONTFORTS in anderen Jahren außerordentlich üppig war, trat 1939 überhaupt kaum in Erscheinung. Die einzelnen, spärlichen Exemplare erreichten knapp eine Länge von 2—3 cm. Möglicherweise ist dieses Ausbleiben mit dem ungünstigen, relativ kalten Wetter im Jahre 1939 in Zusammenhang zu bringen.

3. *Die hydrochemischen und physikalischen Faktoren*

a) Methodik

Zum Zwecke der chemischen Charakterisierung des Süßen Sees wurde in Abständen von je einem Monat eine Wasseranalyse durchgeführt.

Sämtliche Proben wurden mit einer verbesserten, dem besonderen Verwendungszweck angepaßten „Meyerschen Schöpfflasche" entnommen, unter Beachtung der notwendigen Vorsichtsmaßregeln in Flaschen gefüllt, fest verschlossen und dann im Institut aufgearbeitet. Phosphat, p_H-Wert und die qualitativen Prüfungen auf Ammoniak, Nitrat, Nitrit und Schwefelwasserstoff wurden möglichst sofort nach Rückkehr ins Laboratorium ausgeführt, um etwaigen Veränderungen vorzubeugen. In die Analyse wurden nur einige Hauptbestandteile einbezogen, um das Wasser chemisch hinreichend kennzeichnen zu können. Hierbei wurden CaO, MgO, SO_3 und Abdampfrückstand gewichtsanalytisch, Cl und Alkalität maßanalytisch bestimmt, Fe_2O_3, P_2O_5 und der p_H-Wert photometrisch ermittelt. Zu den Einzelheiten der Methodik sei auf KLUT (1931), WERESCAGIN (1931), TILLMANNS (1932), LINSER (1933), STOLL (1937) und LOHAMMAR (1938) verwiesen.

b) Chemische Faktoren

Der Abdampfrückstand in Süßwasser-Binnenseen übersteigt in Mitteleuropa selten 300—400 mg/l; dagegen zeichnet sich der Süße See durch einen extrem hohen Salzgehalt von 2151 mg/l aus. Lo-

HAMMAR (1938) findet in seiner umfassenden Untersuchung an ca. 170 schwedischen Seen nicht einen einzigen, der mit dem Süßen See auch nur annähernd zu vergleichen wäre. Die höchsten von LOHAMMAR angeführten Werte liegen bei 370 mg/l. In Tabelle 1 sind zum Vergleich die nach COLDITZ mitgeteilte Analyse von ULE (1887) und eine Analyse von COLDITZ und WITTMANN (1913) eingetragen. Betrachtet man den Gesamtmineralsalzgehalt, so ist dieser von 1887 bis 1913 von 3075 mg/l auf 1034 mg/l zurückgegangen: der von mir gefundene Wert von 2151 mg/l deutet auf einen erneuten Anstieg des Salzgehaltes hin. Dieser heutige Wert liegt übrigens wesentlich über dem Salzgehalt des ehemaligen Salzigen Sees (1887: 1520 mg/l, 1892: 1180 mg/l).

Tabelle 1

	Süßer See 1939	dto. Ule. 1887	dto. Colditz 1913	Binder See 1939	Die Teufe 1939
Reaktion p_H =	7.7	—		7,6	7,6
Fe_2O_3	unter 0,01 %	–	–		–
CaO	358.5	245,8	150,7	288.0	
MgO	129.3	62.4	117,4	117,3	-
SO_3	509.1	354.3	276,2	517.9	–
Cl	500.9	1322.7	274.5	545,6	
Alkalität	2.71	–		2.36	
Ges. Härte	53,0	33,3	31.5	45,2	–
Carbonathärte	7 6	-	- -	6,6	
Mineralhärte	45.4		--	38,6	--
Abdampfrückstand	2 151	3 075	1 034	2 192	1 514

(Werte in mg pro Liter Harte = Deutsche Harte)

Entsprechend dem großen Mineralgehalt ist das Wasser mit 53° d. H. als extrem hart zu bezeichnen, von der Gesamthärte entfallen nur 7,6° d. H. auf die Carbonathärte. Der sehr hohe Sulfatgehalt deutet schon darauf hin, daß der größte Teil der Mineralhärte als Sulfathärte aufzufassen ist. Außerordentlich hoch ist auch der Chloridgehalt von 500,9 mg/l, auf Natriumchlorid umgerechnet entspricht dies immerhin einer 0,083%igen Kochsalzlösung. Sehr niedrig wurde dagegen der Eisenwert gefunden, was im Hinblick auf den hohen Salzgehalt nicht verwunderlich erscheint. Auch LOHAMMAR (1938) bestätigt für eine Reihe schwedischer Seen mit hohem Abdampfrückstand ihre relative Eisenarmut.

Der p_H-Wert neigt mit 7,7 schwach ins alkalische Gebiet hinein und blieb während der ganzen beobachteten Zeit ziemlich konstant; die Abweichungen vom Mittelwert (s. Tabelle 1) betrugen nicht mehr als ± 0,1. Schwefelwasserstoff war — trotz relativ reichlicher Entwicklung in der Litoralzone — im Wasser des freien Sees niemals nachweisbar. Ammoniak und Nitrit waren nur in Spuren vorhanden, was darauf hindeutet, daß Abwasserprodukte organischer Natur in der Untersuchungsperiode in nennenswertem Maße nicht vorhanden waren, also auch für die Ausbildung der Planktonmaxima nicht verantwortlich zu machen sind. Nitrat war das ganze Jahr über — soweit der qualitative Befund darüber einen Schluß zuläßt — in ziemlich gleichem Maße vorhanden. Phosphor kommt als begrenzender Minimumfaktor nicht in Frage, sein Gehalt war relativ hoch und während des ganzen Jahres ziemlich gleichbleibend.

Verschiedenheiten in vertikaler Richtung wurden nicht gefunden, die Analysenwerte einer Wasserprobe aus 0,50 m und 5 m Tiefe wiesen nur Differenzen auf, die innerhalb der Fehlergrenzen der Methodik liegen.

Wesentliche Schwankungen im Gesamtsalzgehalt während der Untersuchungsperiode wurden gleichfalls nicht gefunden; die beobachteten Unterschiede können größtenteils als im Bereich der Fehlergrenzen liegend erklärt werden. Sogar bei dem eingetretenen Hochwasser (5. 12. 39) war der Salzgehalt nicht wesentlich von den Werten aus früheren Monaten verschieden (Tabelle 2). Der Süße See ist also bezüglich seines Chemismus als sehr konstant zu bezeichnen; zeitweise saline Stratifikation, wie auch jahreszeitliche Schwankungen sind wahrscheinlich nicht vorhanden, was sich auch mit COLDITZ' Befunden deckt

Tabelle 2

Datum	Abdampfrückstand in mg pro Liter
14. Juli 1939	2202
16. August 1939	2192
18. September 1939	2156
7. November 1939	2076
5. Dezember 1939	2128

In Tabelle 1 sind noch der Binder See und die Teufe berücksichtigt; bei letzterem Gewässer wurde nur der Abdampfrückstand bestimmt. Der Gesamtsalzgehalt liegt etwa ⅓ niedriger als beim Süßen See, während der Binder See

mit letzterem bezüglich seiner chemischen Faktoren eine leidliche Übereinstimmung aufweist.

c) Physikalische Faktoren

Bezüglich der Farbe des Süßen Sees ist zu sagen, daß durch die Maxima der verschiedenen Planktontypen gewisse Unterschiede bedingt werden, also durchaus ein Zusammenhang zwischen der Tönung des Seewassers und der Farbe des Phytoplanktons besteht. Das völlig planktonfreie, klare Wasser hat eine schwache, bräunlich-gelbgrüne Eigenfarbe. Während der Periode des Mischplanktons zeigte der See eine mehr hellgrüne Farbe, zur Zeit der Cyanophyceenwasserblüte einen bläulich-olivgrünen Ton; im Winter war das Wasser bräunlich gefärbt infolge der fast ausschließlichen Ausbildung von Diatomeen. Messungen an Hand einer Forelschen Skala oder der „Internationalen Farbenskala" wurden nicht durchgeführt, da meines Erachtens es nur bei großer Erfahrung auf diesem Gebiet möglich ist, die subjektiven Fehlerquellen so auszuschließen, daß sichere Resultate erhalten werden.

Bezüglich der gelösten, färbenden Bestandteile läßt sich hier mit Erfolg die photometrische Messung einführen; an späterer Stelle wird darauf noch hinzuweisen sein. Desgleichen wird die Transparenz im besonderen Abschnitt über die Transmissionsmessungen des Wassers behandelt werden.

In thermischer Hinsicht ist — entsprechend der Einteilung nach Forel (1901) — der Süße See dem Typus der gemäßigten Seen zuzuteilen. Die Temperaturen lagen im Frühjahr, Sommer und Herbst stets über 4° C, im Winter um diesen Wert und darunter. Infolge seiner relativ geringen Tiefe war damit zu rechnen, daß thermische Änderungen sich sehr rasch dem gesamten Gewässer mitteilen würden, um so mehr, als dem Süßen See Grundwasserzuflüsse fehlen, die eine Abkühlung der untersten Wasserschichten hervorrufen könnten. Tatsächlich wurden größere Schwankungen hinsichtlich der Temperatur im Tiefenprofil nicht beobachtet; die Wärmedifferenz betrug zwischen Oberfläche und 5 m Tiefe selten mehr als 2°, meist wesentlich weniger (Tab. 3).

Da es nicht im Rahmen dieser Arbeit lag, die Temperaturverhältnisse eingehend zu untersuchen und etwa vorhandene thermische Perioden in ihrer Ausbildung und Dauer zu beobachten, liegen auch nicht Temperaturmessungen in ausreichendem Maße vor, um daraus Schlüsse auf Stagnations- und Zirkulationsverhältnisse zu ziehen. Colditz (1914) unterscheidet eine Winterstagnation, Frühjahrszirkulation, Sommerstagnation und Herbstzirkulation. Anhaltspunkte für das Auftreten einer Sprungschicht sind

nach meinen Messungen nicht gegeben; möglicherweise ist sie in derartig flachen Gewässern mit relativ großer Oberfläche überhaupt nicht vorhanden, zum mindesten im Süßen See nicht scharf ausgeprägt. Bei lebhaftem Wind und bewegtem See ist eine Wärmedifferenz zwischen der Oberfläche und den Tiefenschichten minimal, wie der Befund am 2. 8. 1939 beispielsweise aufzeigt. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man im Tiefenprofil eine relativ gleichmäßige Temperaturverteilung im Süßen See für den ganzen Jahresverlauf annimmt.

Tabelle 3

	12. 4. 14^{00}	31. 5. 15^{00}	19. 6. 15^{30}	14. 7. 16^{00}	2. 8. 15^{30}	16. 8. 15^{30}	7. 9. 15^{00}	18. 9. 16^{00}	4. 10. 15^{00}	17.10. 12^{30}	7. 11. 12^{00}	5. 12. 12^{30}
Luft	—	+23,5	+27.0	+27,0	+23,7	+21,7	+23,7	+ 16.2	+ 8,4	+10,2	+126	+ 7,0
Oberfl.	12,8	15,6	22,0	22.0	21.9	19,5	23,4	17,1	12.2	10,1	6,2	5,0
0.10 m	12,4	15,6	22,0	21,9	21,9	19,5	23,4	17,2	12,2	10,1	6,3	5,0
0.25 m	11,8	15,6	21,9	21,9	22,0	19,5	23,4	17,3	12,4	10,0	6.4	5,1
0.50 m	11,0	15,5	20,9	21,9	22,0	19,5	23,2	17,3		10,0	6.3	5,2
1.00 m	10,5	15,5	20,6	21,7	22,0	19,5	22,8	17,4		10,1	6.1	5,1
1.50 m		15,2	20,3	20,9	21,9	19,4	22,5	17,4		10,0	6,1	5,0
2.00 m		15,0	20,0	20,8	21,8		22,5	17,4		10,0	6,0	5,0
2.50 m		14,8	19,6	20,6	21,7						6,0	
3.00 m					21.7		22,4					
4.00 m					21,5		22.4				5,8	
5.00 m					21,5		22.1				5.8	
					0	0						

Temperaturen-Tiefenprofile während der Untersuchungsperiode
(0 = Wind, See sehr lebhaft bewegt)

Da die chemischen Faktoren sich im Verlaufe der Untersuchungsperiode als recht konstant erwiesen, wäre noch zu prüfen, ob die Temperatur vielleicht für die Ausbildung der Planktonmaxima verantwortlich zu machen ist. Fig. 2 gibt die Temperaturkurve aus 1 m Wassertiefe und die Kurve der Extinktionswerte des Planktonchlorophylls aus 1 l als Maßstab für die Planktonproduktion. Zweifellos sind gewisse Übereinstimmungen vorhanden, die höchste Jahrestemperatur fällt auch etwa mit der Maximalentwicklung von *Microcystis aeruginosa* zusammen, ihr Abfall geht mit einem Abfall der Temperaturkurve einher; auch auf den gemeinsamen Anstieg im Frühjahr ist hinzuweisen. Zweifellos muß der Temperatur ein gewisser Einfluß — vielleicht sogar größtenteils — auf die Entwick-

lung des Planktons zugestanden werden. Ob sie aber die allein bestimmende Komponente ist, wage ich auf Grund der vorliegenden Messungen nicht zu entscheiden.

Da keine quantitative Prüfung des Stickstoffgehaltes durchgeführt werden konnte, besteht immerhin noch die Möglichkeit, daß dieser als Produktionsfaktor in Frage kommt, worauf GESSNER (1933, 1935) hingewiesen hat. Schließlich ist auch noch an den Sauerstoffaktor zu erinnern. Es erscheint mir selbst als ein Mangel, daß keine entsprechenden Analysen durchgeführt wurden, jedoch mußte

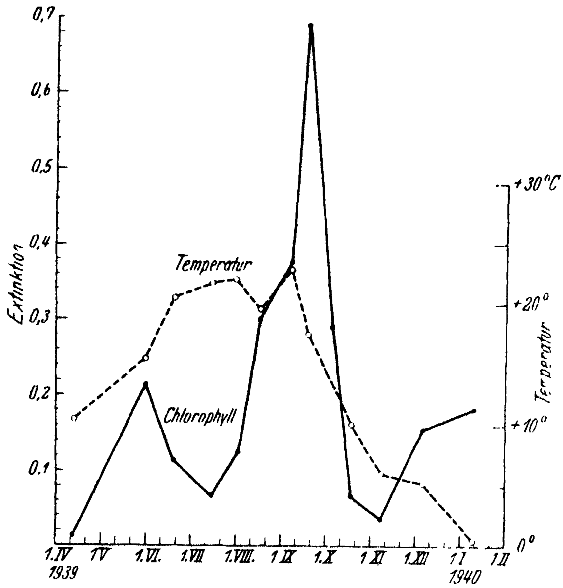


Fig. 2. Temperaturkurve (1 m Wassertiefe) und Kurve der Extinktionswerte des Planktonchlorophylls aus 1 l Wasser im jahreszeitlichen Rhythmus. (Chlorophyll: 100 ccm Methanol, Schichtdicke s = 150 mm Filter S 61)

mit Hinblick auf die durch den Krieg sehr verschlechterten Verkehrsverhältnisse und die damit erschwerten Bedingungen der feldmäßigen Arbeit und des Transportes der Wasserproben hierauf verzichtet werden. Ich hoffe im Rahmen einer anderen Arbeit meine Untersuchungen in dieser Hinsicht nach dem Kriege ergänzen zu können.

4. *Transmissionsmessungen des Wassers*

Neben den bisher behandelten Faktoren stellt die Transparenz eine wichtige Eigenschaft dar, um ein Gewässer zu charakterisieren. Die für diese Zwecke — besonders früher — vielfach verwendete Secchische Scheibe vermag nur grobe Anhaltspunkte zu liefern, um die Absorptionsverhältnisse eines Sees einigermaßen festlegen zu können; jedoch sind einwandfreie Resultate, insbesondere frei von subjektiven Fehlern, kaum zu erhalten. Überdies wurde von SAU-

BERER (1939) mehrfach die Beobachtung gemacht, daß Sichttiefe und Lichtdurchlässigkeit des Wassers in verschiedenen Seen keine unmittelbare Abhängigkeit voneinander zeigen.

a) Methodik

Durchlässigkeitsmessungen im Wasser werden deshalb besser mittels der Photozelle (SEYBOLD 1934, SHELFORD 1936, SAUBERER u. ECKEL 1938, SAUBERER 1938, 1939), oder auch photometrisch durchgeführt. Da mir die zur Messung mit Lichtzelle notwendige Apparatur bislang nicht zur Verfügung stand, wurde die photometrische Methode der Transmissionsmessungen des Wassers mit dem Pulfrich-Photometer (LINSER 1932) gewählt, um die optischen Verhältnisse des Süßen

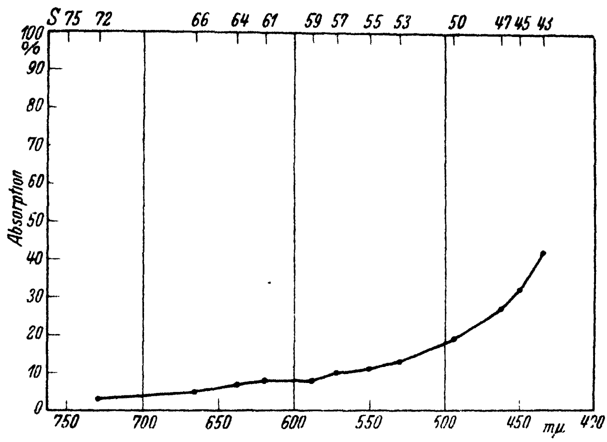


Fig. 3. Absorptionskurve des planktonfreien, klaren Seewassers (s = 250 mm)

Sees, soweit dies in der vorliegenden Arbeit notwendig erschien, hinreichend zu kennzeichnen. Bezüglich der Einzelheiten der Methodik sei auf LINSER verwiesen. An Stelle der von ihm benutzten Glasrohre wurden die zum Zeiß-Photometer zugehörigen Absorptionsrohre von 15 bzw. 25 cm Länge verwendet. Um einer Sedimentierung der in der Wasserprobe suspendierten Mineralteilchen und dgl. entgegenzuarbeiten, wurden die Rohre nach jeweils einer Ablesung in ihrer Längsachse um 180° gedreht. Auf diese Weise wurde erreicht, daß selbst bei ca. halbstündiger Meßdauer eine merkbare Sedimentation und damit eine Abnahme der Absorption nicht eintrat. Zum Zwecke der Transmissionsbestimmungen wurde gegen destilliertes Wasser als Kompensationsmedium gemessen, also die prozentuale Durchlässigkeit der Probe gegenüber destilliertem Wasser bestimmt. Zur Feststellung der Lichtverteilung im See muß jedoch die Absorption des reinen Wassers mit berücksichtigt werden, weshalb sich zur Aufstellung der 0,1%-Lichttiefekurven die Messung der Wasserprobe gegen Luft (d. h. um die Eigenabsorption des Rohres auszuschalten, gegen ein völlig trockenes und tadellos gesäubertes Absorptionsrohr) als notwendig ergibt. Der gemessene Wert stellt dann die Absorption der Proben an sich dar.

b) Ergebnisse

Das durch Filtrierung vom Plankton und sonstigen Schwebstoffen befreite Seewasser zeigt eine grünlich-braune Eigenfarbe. Fig. 3 stellt seine Absorptionskurve, gemessen gegen destilliertes Wasser, dar. Entsprechend der grün-braunen Färbung ergibt sich ein Absorptionsanstieg zum kurzwelligen Anteil des Spektrums hin, während von völlig reinem Wasser das langwellige Licht verhältnimäßig stärker absorbiert wird. Mißt man gegen Luft, so kommt die Eigenabsorption des reinen Wassers im Rot dazu und es ergibt sich ein Kurvenbild von dem Typus der Fig. 4. Das Maximum der

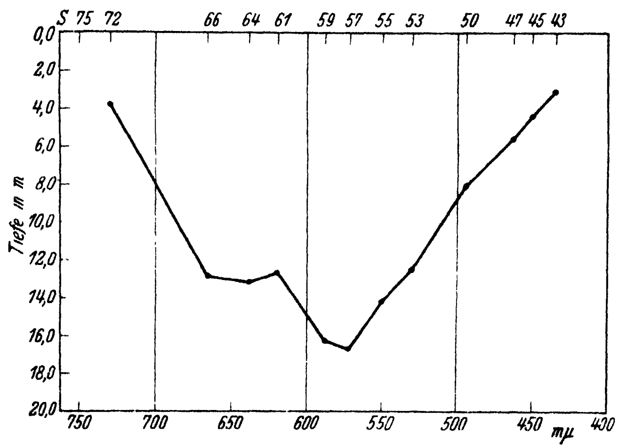


Fig. 4 0,1 %-Lichttiefe-Kurve des planktonfreien, klaren Seewassers für den Spektralbereich 730 - 430 mμ

Durchlässigkeit liegt dann für das planktonfreie, klare Seewasser bei etwa 572 mμ, also im Grün. Die bräunliche Eigenfarbe des Wassers dürfte auf organische Bestandteile zurückzuführen sein; Eisen kommt nach dem chemischen Befund bei der geringen gelösten Menge nicht in Frage.

Der Anstieg des Planktongehaltes im Wasser muß naturgemäß eine verringerte Transparenz desselben bedingen. Die beiden Kurven in Fig. 5 zeigen auch eine leidliche Übereinstimmung. Mit der stärksten Entwicklung von *Microcystis aeruginosa*, die in der Fig. 5 nach der Bestimmung des Chlorophyllgehaltes pro Liter Seewasser (vgl. II. 1.) vorgeführt wird, erreicht auch die Absorptionskurve des Seewassers ihr Maximum. Ihr Abfall läuft mit dem Zurückgehen der Blaualge ziemlich parallel. Die Abweichungen gehen

wohl zu Lasten von sonstigen, suspensierten Teilchen, die durch Wellengang, Regen oder gar Hochwasser in mehr oder minder starkem Maße auch im freien Wasser vorhanden sind.

Trotz der starken Ausbildung von *Microcystis* machte sich merkwürdigerweise die Absorption der Algenpigmente in der Absorptionskurve des W a s s e r s nicht deutlich bemerkbar. Man hätte doch erwarten können, daß die Absorption des Chlorophylls bei 666 mμ, bzw. — da es sich nicht um extrahiertes Chlorophyll, sondern um den Chloroplastinkomplex handelt — bei ca. 670 bis 680 mμ eine merkbare Verringerung der Transmission des Wassers zur Folge gehabt hätte. Die war jedoch

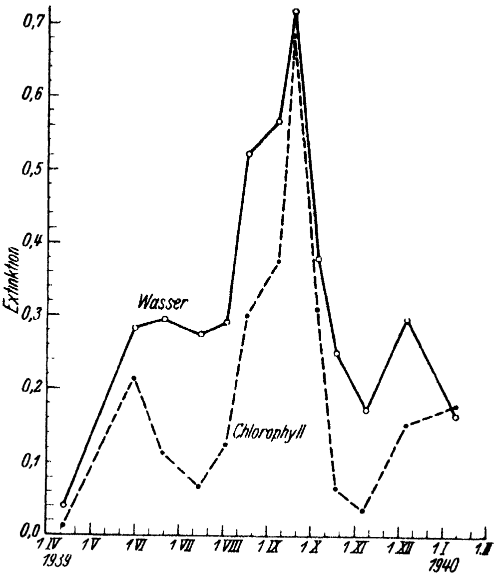


Fig. 5. Transmissionskurve des Seewassers und Extinktionswerte des Planktonchlorophylls aus 1 l im jahreszeitlichen Rhythmus bei Filter S 61 (Wasser: s = 150 mm, Chlorophyll, s = 150 mm, 100 ccm Methanol)

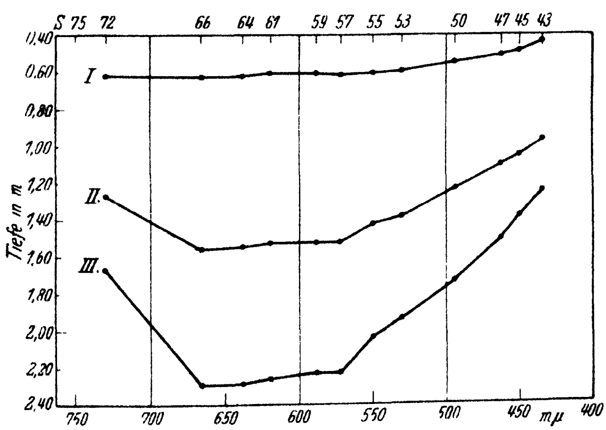


Fig. 6. 0,1%-Lichttiefe-Kurven für den Süßen See in verschiedenen Produktionsperioden. (I. 18 9. 1939; II. 5. 12 1939; III. 9 1 1940)

nicht zu beobachten; nur im kurzwelligen Anteil des Spektrums hat es den Anschein, als ob die Pigmente dort die Durchlässigkeit etwas verringern; denn die Absorption des Lichtes ist hier etwas größer, als es durch die bräunliche Eigenfarbe des Seewassers allein bedingt sein kann. Da die Gesamtpigmente im Blau und Blauviolett wesentlich stärker absorbieren als im Rot, so kommt eben im kurzwelligen Bereich die Lichtabsorption des Algenfarbstoffes vielleicht gerade noch zur Geltung, während sie bei 670 mμ sich gar nicht mehr bemerkbar macht. Auch SHELFORD (1936) findet in seinen Untersuchungen an der Dolphinbucht mit Photozellen und Farbfiltern eine stärkere Absorption im Blauviolett, die er als eine wahrscheinlich selektive Absorption des sehr reichlich vorhandenen Planktons und Detritus anspricht Es bedarf noch weiterer Untersuchungen, um zu entscheiden, ob und wie weit die Planktonten mit ihren Farbstoffen an der selektiven Absorption des Wassers beteiligt sind. Vorläufig kann nur soviel ausgesagt werden, daß die Phytoplanktonten bei Messungen nach der photometrischen Methode sich praktisch nur als „Trübungsfaktoren“ auf die Absorptionskurve des Seewassers auswirken, wenigstens bei einer Planktonkonzentration, wie sie 1939 im Süßen See gegeben war.

Auf photometrischem Wege ist also nur die Eigenfarbe des Wassers zu fassen, während die durch Planktonten bedingte Färbung der Seen in den Absorptionskurven des Wassers nicht eindeutig zum Ausdruck kommt. Man bleibt also hier wohl nach wie vor auf die Methodik mit Vergleichsskalen oder auf Messungen mit der Photozelle und Filterkombinationen angewiesen.

Um Gewässertypen charakterisieren und miteinander vergleichen zu können, schlug LINSER (1932) — in Anlehnung an die Sichttiefe der Secchischen Senkscheibe — vor, als Maßstab jene Tiefe in Metern zu wählen, bei der noch 0,1% des in das Wasser eintretenden Lichtes bei einem bestimmten Spektralbereich vorhanden ist Auf dieser Überlegung beruhen die 0,1%-Lichttiefekurven im Wasser (Fig. 4 u. 6). Diese haben zur Voraussetzung, daß keinerlei optische Schichtung im Wasser anzunehmen ist, was für den Süßen See bei der ziemlich gleichmäßigen Durchmischung des Wassers wohl gegeben sein dürfte Weiterhin muß die Annahme gemacht werden, daß das Licht senkrecht zur Wasseroberfläche einfällt Unter dieser Voraussetzung läßt sich auf Grund der Messungen der Durchlässigkeitswerte in Prozent des einfallenden Lichtes eine Kurve konstruieren, die eine Vorstellung davon gibt, wie tief das Licht bestimmter Wellenlangen in das Wasser einzudringen vermag; vor allem können so verschiedene Seetypen hinsichtlich ihres optischen Verhaltens miteinander verglichen werden (wegen der Berechnung sei auf LINSER verwiesen).

Fig. 6 gibt ein Bild von der 0,1%-Lichttiefe in verschiedenen

Produktionsperioden des Sees. Kurve I stellt die Lichttiefe zur Zeit der Maximalentwicklung von *Microcystis* dar; bereits bei 60 cm — im kurzwelligen Teil des Spektrums sogar bei 45 cm — Wassertiefe sind nur noch 0,1% des an der Seeoberfläche einfallenden Lichtes vorhanden. Kurve III zeigt, was bei I infolge der ohnedies sehr hohen Absorption nicht recht zur Geltung kommt, daß für verschiedene Lichtqualitäten verschiedene Lichttiefen sich ausbilden; sie schwanken hier zwischen 1,25 m im Blauviolett und 2,30 m im Rotorange. Gleichzeitig weisen die Kurven II und III darauf hin, daß ein direkter Zusammenhang zwischen der Transparenz des Wassers und der Höhe des Planktongehaltes nicht immer bestehen muß. Am 9. 1. 1940 (Kurve III) war z. B. *Cyclotella* sogar in etwas stärkerem Maße im See vorhanden als am 5. 12. 39. Trotzdem wird die 0,1%-Lichttiefe erst erheblich tiefer erreicht, das Wasser zeigt also trotz höheren Planktongehaltes eine größere Transmission. Die Erklärung hierfür dürfte vielleicht in folgendem zu suchen sein: am 9. 1. 1940 hatte eine dicke Eisdecke den See überzogen; infolge der fehlenden Bewegung der Seeoberfläche trat wahrscheinlich eine stärkere Sedimentation der anorganischen Teilchen ein, wodurch naturgemäß die Transparenz des Wassers sich erhöhte.

Tabelle 4 bringt die Lichtdurchlässigkeit des Süßen Sees bei λ =

Tabelle 4

Tiefe	18. 9. 1939	5. 12. 1939	9. 1. 1940	Achensee	Königsee
Oberfläche	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
0,01 m	89 %	96 %	97 %	—	—
0,05 m	57 %	80 %	86 %	—	—
0,10 m	32 %	64 %	74 %		—
0,20 m	**11 %**	41 %	54 %	—	—
0,30 m	**3,4 %**	26 %	40 %	—	—
0,40 m	**1,1 %**	16 %	29 %		—
0,50 m	0,4 %	**11 %**	22 %	—	—
0,60 m	**0,1 %**	6,5 %	16 %		—
0,75 m		**3,4 %**	**10 %**	—	—
1,00 m		**1,1 %**	4,6 %	39 %	41 %
1,50 m		**0,1 %**	**1,0 %**	—	—
2,00 m			0,2 %	—	—
2,25 m			**0,1 %**	—	—

Lichtdurchlässigkeit des Seewassers in Abhängigkeit von der Planktonproduktion für Licht von 620 mμ (Lichtintensität an d. Oberfl. = 100%)

620 mμ für die gleichen oben erwähnten Untersuchungstage. Die Unterschiede können nicht krasser sein. Das an der Oberfläche einfallende Licht gleich 100 gesetzt, ergibt sich für den 18. 9. — d. h. also bei der Maximalproduktion von *Microcystis* —, daß bereits in 5 cm Tiefe fast 50% des einfallenden Lichtes von 620 mμ absorbiert sind. In 60 cm Tiefe sind nur noch 0,1% vorhanden, bei 75 cm ist praktisch kein Licht von λ 620 mμ mehr nachweisbar. Und das in einem Wellenbereich, in dem doch die maximale Durchlässigkeit des Süßen Sees liegt. Mit geringerer Planktonkonzentration (9. 1. 1940) verschiebt sich das Bild: bei 60 cm sind noch 16% vorhanden und erst bei etwa 2,25 m wird die 0,1%-Lichttiefe erreicht. Zum Vergleich ist in die Tabelle noch je ein Wert aus dem Achensee und Königssee eingesetzt, den SEYBOLD (1934) aus den Untersuchungen von v. AUFSESS berechnet hat.

Selbstverständlich vermögen diese Zahlen größenordnungsmäßig noch nichts in Absolutwerten über die Lichtverteilung in einem zu gewissen Zeiten an Phytoplankton so extrem reichen Gewässer wie dem Süßen See auszusagen. Aber es läßt sich allerlei Interessantes voraussehen, wenn man nach den Assimilationsleistungen grüner Gewebe fragt, die sich zur Zeit der *Microcystis*-hochproduktion etwa in 20—50 cm Tiefe befinden. Ich hoffe in einer späteren Arbeit diese Fragen der qualitativen und quantitativen Lichtverteilung im Süßen See und ihre Auswirkung auf photosynthetische Leistungen durch Messungen mit Photozelle und Filtern und mittels Assimilationsversuchen weiter klären zu können[1]).

Unter Berücksichtigung des Planktons und der vorstehend mitgeteilten hydrographischen Ergebnisse ist der Süße See durchaus dem Typus der eutrophen Seen zuzuteilen (Einteilung nach THIENEMANN). Er stellt ein flaches, langgezogenes Becken dar, sein Wasser weist einen für Süßwasserseen extrem hohen Salzgehalt auf; bezüglich der Thermik rechnet er zu den gemäßigten Seen. Charakteristisch ist für ihn das Auftreten nur relativ weniger Planktonspezies mit allerdings teilweise außerordentlich hoher Individuenzahl, wodurch für das Wasser eine geringe Transmission gegeben ist.

II. Biochemische Untersuchung des jahreszeitlichen Rhythmus der Plankton-Produktion

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, sind produktionsbiologische Untersuchungen in der Limnologie bislang fast stets auf

[1]) Vgl. dazu die Arbeit von STRACK-WEYNAND (1938)

dem Wege der Auszählung durchgeführt worden. Diese Methode hat zwar sehr viele, der Limnologie überaus förderliche Resultate gezeitigt, jedoch führt sie überall da zu keinem rechten Erfolg, wo kleine Planktonten in großer Zahl vorliegen, die das Auszählen sehr erschweren, wenn nicht gar — vor allem für Serienuntersuchungen — unmöglich machen. Für koloniebildende Formen, wie z. B. *Microcystis aeruginosa* im Süßen See, ist die Zählung der Einzelzellen überhaupt nicht möglich. Der Ausweg, dafür eine Zählung der Kolonien vorzunehmen (vgl. COLDITZ 1914), kann kaum befriedigen, da infolge der verschiedenen Größe der Kolonien sichere Resultate nicht zu erhalten sind. Überdies erscheint es mir im Rahmen produktionsbiologischer Messungen direkt falsch, die Gesamt-Phytoplanktonproduktion einfach an Hand der Zahl der Zellen zu bestimmen, wo sich diese sowohl schon im Größenverhältnis zueinander, als auch bezüglich ihrer Pigmente — und damit assimilationsphysiologisch — weitgehend unterscheiden können. Die von den Ozeanographen[2]) bereits mit Erfolg angewendete Arbeitsweise, an Stelle der Zellenzählung die Menge des Chlorophylls im Phytoplankton als Maßstab für die Produktionskraft zu setzen, läßt sich ohne weiteres auf die Limnologie übertragen, was mit den in diesem Kapitel vorgelegten Resultaten geschehen soll.

1. Methodik

Die ersten Chlorophyllmessungen sind von HARVEY (1934) im Meerwasser durchgeführt worden. KREY (1939) legte kürzlich eine Methodik zur Bestimmung des Chlorophylls in Meerwasser-Schopfproben vor, bezüglich der Einzelheiten seiner Arbeitsweise sei auf die Veröffentlichung verwiesen. Für die Übertragung solcher meereskundlichen Untersuchungsmethoden auf die Limnologie ist zu berücksichtigen, daß in normalen Fällen das Phytoplankton des Süßwassers ein Vielfaches des im Meer vorhandenen beträgt. Für die Verhältnisse im Süßen See gilt dies in ganz besonderem Maße; infolgedessen konnte auf die Verwendung von Mikrokuvetten bei der photometrischen Ausmessung durchaus verzichtet werden. Da mir die von KREY beschriebene Stefi-Filter-Apparatur mit Cellafilter nicht zur Verfügung stand, wurde die Filtration durch Blaubandfilter (Schleicher & Schüll) vorgenommen, die fest auf den Boden eines Büchnertrichters angepreßt wurden. (Besonders zu empfehlen für diese Zwecke sind Schott-Glas-Büchnertrichter mit plangeschliffener Filterauflage.) Allerdings mußten die Proben auf diese Weise etwa 2—3mal filtriert werden, gegebenenfalls unter Filterwechsel, wenn die Poren sich durch Kolloide u. dgl. zu stark verstopft hatten, ehe das Plankton zur Chlorophyllbestimmung quantitativ abgetrennt war. Trotzdem arbeitet die Filtration zuverlässig, wie Vergleichsversuche mit gleichen Wassermengen derselben Probe bewiesen. Die Filter mit dem an-

---

[2]) Vgl. KREY (1939).

haftenden Niederschlag werden zwecks Zerstörung der Chlorophyllase kurz mit Wasserdampf behandelt, zerkleinert, dann die Pigmente mit Methanol quantitativ ausgezogen und die Gesamtextrakte nach Auffüllen auf ein bestimmtes Volumen bei stets gleicher Schichtdicke im Pulfrich-Photometer von Zeiss zur Ausmessung gebracht. Empfehlenswert ist die Auffüllung zu 50 qcm und — je nach Konzentration — die Verwendung von Küvetten mit 3—5 cm Schichtdicke. Bei oligotrophen Seen mit wenig Plankton kann die Arbeitsweise mit Stefi-Filter-Einrichtungen und die Benutzung von Microküvetten günstiger sein.

Da im roten Bereich des Spektrums die Absorption des Gesamtextraktes nahezu ausschließlich von den grünen Pigmenten bedingt wird, ist es möglich, das Gesamtchlorophyll neben den gelben Komponenten ohne Abtrennung derselben zu messen. Im Gegensatz zu KREY verwende ich zur Messung das Filter S 61, KREY zieht Filter S 66 vor, was im Interesse der Meßgenauigkeit bei kleinen Chlorophyllmengen berechtigt sein mag. Denn bei S 61 beträgt die Chlorophyllabsorption nur ½ - ⅔ derjenigen bei S 66. Den durch die große Filterbreite von S 66 bedingten Fehler gleicht KREY durch Aufstellen einer Korrektionskurve aus. Da die Fehler bei S 61 nahezu belanglos sind, erscheint es mir richtiger, dieses Filter zur Chlorophyllbestimmung zu verwenden. Der Nachteil der niedrigeren Absorptionswerte wird durch den größeren Gehalt des Limnoplanktons und damit höheren Chlorophyllwert ausgeglichen.

Ein Fehler läßt sich aber in keinem Fall ausschalten: außer dem Chlorophyll absorbiert ja auch dessen Abbauprodukt — das Phaeophytin — in diesem Spektralbereich. Bei sehr reichlichem Detritusgehalt ist also das Meßergebnis mit Vorsicht auszuwerten, denn solche Detritusbestandteile, insbesondere die Fäkalienballen pflanzenfressender Tiere, müssen reich an Phaeophytin sein. Gegebenenfalls wird eine chromatographische Analyse über die Stärke des Phaeophytingehaltes und den dadurch bedingten Fehler Auskunft geben. An Hand zweier Chlorophyll-Eichkurven (für a und b getrennt) läßt sich aus dem abgelesenen Transmissionswert die Chlorophyllmenge a bzw. b in mg und für eine bestimmte Wassermenge angeben. Für ein ziemlich reines Diatomeen- oder Cyanophyceenplankton läßt sich diese Mengenangabe mit Hilfe der einen Eichkurve ohne weiteres durchführen, da nur die Chlorophyllkomponente a in Frage kommt. Für ein Chlorophyceenplankton ist dies nicht möglich, da ja beide Chlorophylle vorliegen, der Extinktionswert aber der Summe von a + b entspricht. Besonders erschwert wird die Mengenbestimmung bei einem Grünalgen-Diatomeen-Blaualgen-Mischplankton, wie es im Frühjahr und Frühsommer im Süßen See vorlag. Sind nur wenig Chlorophyceen vorhanden, so dürfte der Fehler nicht bedeutend sein, wenn das gesamte Chlorophyll als a bestimmt wird. Denn es ist beim Überwiegen der Chlorophyll a-Plastiden außerdem noch zu berücksichtigen, daß nach den Untersuchungen von SEYBOLD u. EGLE (1937, 1938 a) in Chlorophyceen der Quotient a : b etwa den Wert 2—3 ergibt.

Liegt Chlorophyceenplankton in starkem Maß und überdies hoher Konzentration vor, dann ist freilich zum Zwecke der Chlorophyllmessung eine chromatographische Analyse notwendig, diese ist dann zweckmäßig mit einer größeren Pigmentmenge (etwa aus 5—20 l) durchzuführen. Es genügt für diese Art von Untersuchungen die Trennung und Bestimmung der beiden Chlorophyllkomponenten. Was die Methodik der chromatographischen Analyse angeht, so sei auf SEYBOLD u. EGLE (1938 b) und auf die Methodikbemerkungen im nächsten Kapitel verwiesen. Da die zur Verfügung stehenden Pigmentmengen meist relativ

gering sind, empfiehlt sich die Verwendung eines gutabsorbierenden Zuckers (eventuell in flacher Schicht bei 60—70° und mehrtägigem Verweilen im Exsikkator trocknen) und außerdem eines nicht zu dicken Adsorptionsrohres, um eine saubere Trennung zu ermöglichen. Zur Trennung der beiden Chlorophylle muß nach Entfernen des Carotins unbedingt mit reinem Benzol (nur kurz und wenig), und dann erst mit Benzin-Benzolgemischen entwickelt werden. Andernfalls ist es schwer, das Chlorophyll b von den letzten Resten von a zu befreien

2. *Produktionsmessung mittels Pigmentanalysen*

a) Chlorophyllmengen im jahreszeitlichen Rhythmus

Die in Fig. 7 vorgeführte Kurve veranschaulicht die Produktionskraft des Süßen Sees ausgedrückt in Chlorophyll pro Liter See-

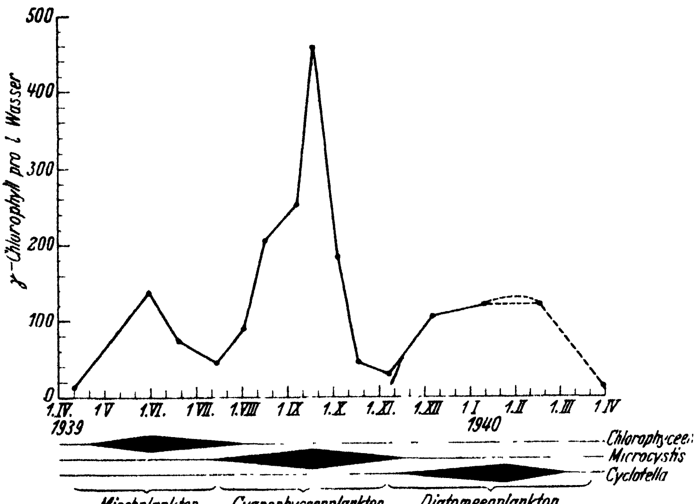


Fig. 7 Chlorophyllgehalt in γ pro Liter Seewasser im Jahresrhythmus

wasser. Sämtliche Werte wurden als Chlorophyll a bestimmt; die durch Vorhandensein von Chlorophyll b in den ersten Monaten sich ergebenden Fehler sind in Anbetracht der relativ niedrigen Planktonkonzentration so gering, daß sie vernachlässigt werden konnten. Am 31. 5. 39 dürfte der Fehler kaum 5% übersteigen.

Es prägen sich in der Kurve drei Maxima aus, das erste zu Ende Mai bedingt durch ein Mischplankton von Chlorophyceen, *Microcystis* und einigen Diatomeen. Innerhalb dieses Stadiums erreicht das Chlorophyll mit 138 γ/l seinen höchsten Punkt. Das zweite Maximum mit 460 γ/l geht zu Lasten der zu diesem Zeitpunkt außerordentlich starken Entwicklung von *Microcystis aeru-*

ginosa. Ein drittes Maximum — hervorgerufen durch *Cyclotella* — findet sich Januar bis Februar. Der genaue Zeitpunkt läßt sich nicht festlegen, da die Untersuchungen im Januar abgebrochen werden mußten. Nach den Befunden von Colditz (1914) ist es wahrscheinlich, daß *Cyclotella* noch einige Zeit auf der gleichen Höhe stehen bleibt — eventuell noch etwas ansteigt —, um darauf bis zum April hin abzufallen. Dieser Teil der Kurve ist gestrichelt angegeben und dürfte etwa den Verhältnissen von Februar bis April 1940 entsprechen.

Es lassen sich also ganz deutlich drei Produktionsperioden des Süßen Sees im Verlaufe eines Jahres abgrenzen, 1. Mischplankton (etwa Anfang April bis Mitte Juli), 2. Cyanophyceenplankton (Mitte Juli bis Anfang November), 3. Diatomeenplankton (Anfang November bis Ende März?). Über die einzelnen Vertreter in den drei Stadien ist das Nähere schon bei der Charakterisierung des Planktons (I. 2.) gesagt. Ihre Periodizität ist zur Chlorophyllkurve als Schwellkurve in Fig. 7 beigefügt. Am Chlorophyll der Planktonten gemessen, liegt die Produktionskraft des Sees beim ersten und dritten Maximum etwa in gleicher Höhe — die Chlorophyllmengen verhalten sich wie 1 : 0,9; — während beim zweiten Produktionshöhepunkt infolge der Massenvegetation von *Microcystis* etwa 3mal so viel Chlorophyll vorhanden ist. Bezüglich des Chlorophyllgehaltes zeichnet sich das Verhältnis der drei Maxima also folgendermaßen ab: 1 : 3, 3 : 0,9.

Sämtliche Vergleichswerte sind aus einer Durchschnittsprobe aus 0—1,50 m Wassertiefe erhalten. Es wäre noch zu prüfen, ob diese Werte nur für die ersten 1½ m gelten, oder ob das Plankton in der gesamten Wassertiefe ungefähr gleichmäßig verteilt ist. Auszunehmen ist bei dieser Betrachtung natürlich zur Zeit der Wasserblüte die Neustonschicht, wo eine stärkere Ansammlung von *Microcystis* eintreten kann, die dann als grüner Schleier teilweise auf der Wasseroberfläche liegt. Beim Süßen See ist das freilich meist nur an wind- und vor Wellengang geschützten Stellen der Fall, im Bezirk des freien Wassers wurde die Wasserblüte niemals so stark gefunden, daß der See ganz gleichmäßig davon überzogen war, selbst an relativ windstellen Tagen nicht.

Es seien hier nur zwei Untersuchungen erwähnt, vom 2. 8. 39 und 7. 9. 39. Am 2. 8. 39 wurde aus 0,50 m, 1,00 m 4,00 m je eine Wasserprobe entnommen und der Gehalt an Chlorophyll für 1 l geprüft. In allen drei Fällen lag der Chlorophyllgehalt vollkommen gleich, ein Anhalt für eine biologische Stratifikation des Was-

sers war also nicht gegeben. Da jedoch an diesem Tage der See ziemlich bewegt und vielleicht deshalb eine so gleichmäßige Verteilung vorhanden war, sei noch ein Befund vom 7. 9. 39 mitgeteilt, wo die Seeoberfläche fast vollständig ruhig lag. Auch an diesem Tage war der Chlorophyllgehalt in 0,50 m, 1,00 m, 5,00 m fast gleich, nämlich 100 : 100 : 93. Die geringe Abweichung bei 5 m Tiefe kann als im Bereich der Fehlergrenzen der Methodik gelegen angesehen werden. Leider liegen nur aus der Zeit des Cyanophyceenplanktons solche Tiefenprofile vor; für diese Zeitspanne aber läßt sich jedenfalls sagen, daß eine biologische Schichtung nicht vorhanden ist. Für Frühjahr und Winter ist

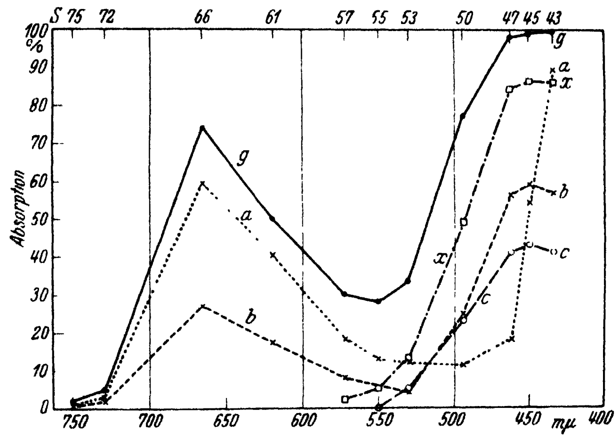


Fig. 8. Absorptionskurven des Gesamtpigmentes und der Farbstoffkomponenten des Mischplanktons (31. 5. 39) aus 10 l Wasser

dieser Befund mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit gleichfalls anzunehmen, obwohl keine Untersuchungen angestellt wurden. Aber wenn — nach den Angaben von Colditz — für den Zeitpunkt der Sommerstagnation eine solche Gleichmäßigkeit der Planktonverteilung im Wasser gefunden wurde, dann dürfte sie auch für die wahrscheinlich vorhandene Frühjahrszirkulation des Gewässers gelten.

b) Zeitphasen der Pigmentproduktion

Um für die Zusammensetzung des Planktons auf biochemischem Wege einen gewissen Anhalt zu bekommen, läßt sich mit Erfolg die Pigmentanalyse anwenden; wenigstens vermag sie soviel auszusagen, ob als Hauptbestandteil Chlorophyceen, Cyanophyceen oder Diatomeen in Frage kommen. Allerdings muß man dazu das

Verhältnis der Pigmentkomponenten zueinander aus Analysen eines leidlichen Reinmaterials der drei Typen kennen.

Hier sei aus den drei Produktionsperioden je eine charakteristische Analyse mitgeteilt. Fig. 8[1]) gibt die Analyse des Mischplanktons vom 31. 5. 39 (für alle Analysen gilt: Durchschnittsprobe aus 0—1,50 m, Gesamtextrakt 100 ccm, Schichtdicke s = 30 mm). Neben Chlorophyll sind Carotin und Xanthophylle vorhanden; vom Chlorophyll liegen die beiden Komponenten a und b vor, woraus sich ergibt, daß es sich um ein Chlorophyceenplankton im wesentlichen gehandelt haben muß. Das Verhältnis a : b liegt mit 3,4 (Tab. 5) etwas höher, als es sonst bei Chlorophyceen — es sei auf die Analysen von Seybold u. Egle (1937, 1938 a) verwiesen — durchschnittlich zu beobachten ist. Der höhere Anteil des Chlorophyll a erklärt sich aus dem Vorhandensein von etwas Diatomeen und Cyanophyceen, die ja nur die Komponente a besitzen, wenn auch der Hauptanteil durch die Chlorophyceen gestellt wird. Dementsprechend liegen die Verhältniszahlen x : c und (a + b) : (x + c) ebenfalls etwa höher als die Durchschnittswerte bei Grünalgen. Allerdings sind diese letzten Angaben mit Zurückhaltung zu werten, da meines Erachtens noch nicht genügend Pigmentanalysen von den verschiedensten Chlorophyceen vorliegen, um die ja nicht übermäßig großen Unterschiede in den Komponentenverhältnissen als sicheres Kriterium für die Zusammensetzung des Planktons verwenden zu können. Hier müssen also mikroskopische Prüfung und Pigmentanalyse sich ergänzen.

Tabelle 5. Verhältnis der Pigmentkomponenten in verschiedenen Planktonperioden

Datum	a : b	x : c	$\frac{a + b}{x + c}$
31. 5. 1939	3,4	7,1	3,7
18. 9. 1939	∞	1,7	4,7
5. 12. 1939	∞	11,6	3,4

Stellen wir dieser Analyse des Mischplanktons eine solche vom Cyanophyceenstadium (Fig. 9) an die Seite, so fallen die

[1]) In den Absorptionskurven bedeutet
a = Chlorophyll a
b = Chlorophyll b
g = Gesamtpigment
x = Xanthophyll
f = Fucoxanthin
c = Carotin
r. z. = „rosa Zone“

Unterschiede sofort in die Augen[1]). Es fehlt Chlorophyll b — *Microcystis* hat nur a —, außerdem ist der Anteil des Carotins sehr hoch,

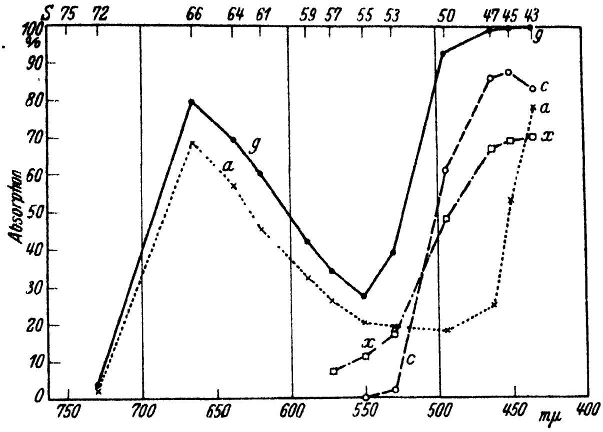


Fig. 9 Absorptionskurven des Gesamtpigmentes und der Farbstoffkomponenten des Cyanophyceenplanktons (18. 9. 39) aus 3 l Wasser

was für *Microcystis*, vermutlich für Blaualgen ganz allgemein, charakteristisch ist. Diese Unterschiede treten auch in den Komponentenverhältnissen zutage, a : b = ∞, x : c = 1,7 („rosa Zone" — s. III. 2. — als Xanthophyll berechnet).

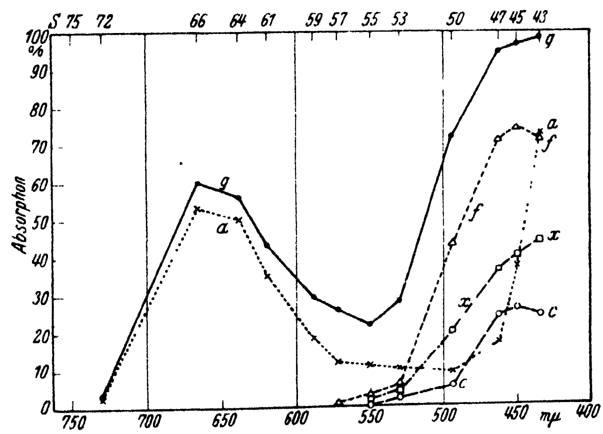


Fig 10. Absorptionskurven des Gesamtpigmentes und der Farbstoffkomponenten des Diatomeenplanktons (5. 12. 39) aus 10 l Wasser

Daß in dem dritten Planktonstadium (Diatomeenplankton) wiederum ein anderer Typ vorliegen muß, erweist ebenfalls

[1]) Es sind hier nur die in Methanol löslichen Farbstoffe aufgenommen: über das Phycocyan vgl. Fig 11 und Fig. 16

die Pigmentanalyse (Fig. 10) und das Verhältnis der Pigmentkomponenten (Tab. 5). Zwar ist auch hier nur Chlorophyll a vorhanden, jedoch das Verhältnis x : c = 11,6 gibt sofort den Unterschied zur vorher erwähnten Analyse. Die Kurven zeigen, daß die Absorption des Gesamtpigmentes im kurzwelligen Spektralbereich in starkem Maß durch das Fucoxanthin bedingt ist. Schon das Auftreten dieses oxydierten Carotinoides weist darauf hin, daß dies überwiegend ein Diatomeenplankton sein muß, da Braunalgen gänzlich ausschalten und auch Peridinen von mir zu keiner Jahreszeit beobachtet wurden.

So läßt sich also sehr wohl aus der Analyse der Pigmentzusammensetzung ein Bild darüber gewinnen, um welche Gruppe von Algen es sich in dem gerade vorliegenden Plankton überwiegend handelt. Um ein Mischplankton hinsichtlich seiner Zusammensetzung quantitativ zu untersuchen, erscheint mir die Pigmentanalyse vorläufig noch nicht zufriedenstellend geeignet. Es ist zu berücksichtigen, daß die chromatographische Adsorptionsanalyse eine recht subtile Methode darstellt, bei der gewisse Fehlerschwankungen oft nicht zu vermeiden sind. Außerdem muß für diese Art von Untersuchungen erst eine größere Anzahl von Farbstoffanalysen an Phytoplankton vorliegen, das ganz überwiegend aus Vertretern einer bestimmten Algengruppe von bekannter Pigmentzusammensetzung besteht. Für den Süßen See läßt sich eine solche Prüfung einmal für das sommerliche Cyanophyceenstadium, zum anderen für das winterliche Diatomeenstadium durchführen.

III. Die Farbstoffeinrichtung der beiden Produzenten der Planktonmaxima

Das Vorkommen verschieden gearteter Pigmentkomponenten bei den Cyanophyceen dürfte nach den letzten Arbeiten von Seybold u. Egle (1937) und besonders Kylin (1937 b) sichergestellt und auch hinsichtlich ihrer spektralen Absorption im wesentlichen geklärt sein. Allein es erscheint mir dennoch bedeutsam, die bislang gefundenen Ergebnisse für neues Untersuchungsmaterial und auf Grund neuer Farbstoffanalysen zu bestätigen, bzw. zu ergänzen. Weit weniger gut als die Cyanophyceen sind die Diatomeen bezüglich ihrer Farbstoffeinrichtung untersucht worden. Die meisten Autoren neuerer Zeit begnügen sich damit, auf die — ja auch tatsächlich vorhandene — weitgehende Übereinstimmung mit dem Pigment der Phaeophyceen hinzuweisen und von diesem Standpunkt aus auf die Lage der Absorptionsmaxima der Farbstoffkomponenten und

die sich daraus ergebenden Folgerungen hinsichtlich der Assimilationsleistungen zu schließen. Lediglich KYLIN (1927) macht in seiner Arbeit über die Carotinoide der Algen für die Diatomeen einige Angaben über die von ihm gefundenen Farbstoffkomponenten. In neuester Zeit legt MONTFORT (1940 a) erstmalig eine Pigmentanalyse von Diatomeen aus einem Solgraben bei Artern vor.

1. Methodik

Bei einzelligen, mikroskopisch kleinen Algen ist es stets mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, das für Farbstoffanalysen erforderliche Material in größerer Menge und vor allem in genügender Reinheit zu erhalten. Letzteres ist unerläßlich, um nicht durch Einschleppung von Fremdmaterial die Analysenergebnisse zu verfälschen. Die im Spätsommer eingetretene Anhäufung von *Microcystis aeruginosa* und ihre Ausbildung zu einer Wasserblüte, die oft an Holzplanken und ähnlichen, nur wenig aus dem Wasser herausragenden Gegenständen in dicker Schicht angeschwemmt war, lieferte das notwendige Material zur Pigmentanalyse einer Cyanophycee in praktisch völlig ausreichender Reinheit (Es waren schätzungsweise neben einigen Tausend *Microcystis*zellen 1—2 *Cyclotellen*, bzw. Chlorophyceen vorhanden) Andererseits wurde im Dezember das Plankton fast ausschließlich bedingt durch das starke Auftreten von *Cyclotella Meneghiniana*, so daß auch hier das Material einer centrischen Diatomee in genügendem Reinheitsgrad zur Analyse verfügbar war. Neben *Cyclotella* waren nur ganz vereinzelt einige *Microcystis*zellen und Chlorophyceen vorhanden, die bei der weitaus überwiegenden Zahl der Diatomeen nicht ins Gewicht fallen können Gleichzeitig war der Gehalt des Seewassers an Detritus auffallend gering, wie der niedrige Phaeophytinwert in den Kurven beweist.

Zum Zwecke der Identifikation wurde sowohl die von GOPPELSROEDER (1901) eingeführte, von KYLIN (1926 u. 1927) verbesserte Methodik der Kapillaranalyse benutzt, als auch die von TSWETT (1906 a u. 1906 b), ZECHMEISTER u CHOLNOKY (1937), SPOHN (1935), SEYBOLD u EGLE (1938 b) ausgearbeitete Trennung und Chromatographie der Pigmentextrakte und die sich daran anschließende Ausmessung im Pulfrich-Photometer

Die Kapillaranalyse gestattet die Trennung der einzelnen Pigmente, insbesondere nach Verseifung des Chlorophylls mit Natronlauge diejenige der gelben Anteile und die anschließende Identifikation der einzelnen Farbzonen durch Tupfproben mit verschieden stark dissoziierten Säuren, die z T charakteristische Färbungen ergeben. Bezüglich der Einzelheiten dieses Trennungsverfahrens sei auf die Angaben bei KYLIN (1926, 1927) verwiesen

Zur chromatographischen Analyse wurde das Material auf Blaubandfilter aufgefangen, zum Zwecke der Zerstörung der Chlorophyllase kurz mit Wasserdampf behandelt und daraufhin bis zur Farblosigkeit mit Methanol kalt extrahiert, der erhaltene Extrakt im Pulfrich-Photometer ausgemessen und dann der Trennung entsprechend der Heidelberger Methodik — die in einigen Punkten den eigenen Bedürfnissen durch meist geringfügige Veränderungen angepaßt wurde — unterworfen. Als Adsorptionsmittel diente Puderzucker, für einige besondere Analysen auch Stärke (lösl. Merck), Calciumcarbonat (Merck p a.) und Aluminiumoxyd (Merck stand. n

Brockmann). Die einzelnen Chromatogrammzonen wurden in Methanol bzw. Benzin (Carotin) eluiert, auf ein bestimmtes Volumens aufgefüllt und der Messung im Pulfrich-Photometer unterworfen. Teilweise wurden die Eluate auch, bei geringer Pigmentkonzentration nach vorherigem Einengen im Vakuum, spektralanalytisch mittels des Zeissschen Handspektroskops mit Beleuchtungseinrichtung geprüft. Nähere Angaben bzgl. der Trennung der Pigmentkomponenten mittels chromatographischer Absorptionsanalyse sind bei SEYBOLD u EGLE (1938 b) und ZECHMEISTER u. CHOLNOKY (1937) nachzulesen.

Zur Bestimmung der Chromoproteide wurde das Cyanophyceenmaterial abfiltriert, ca. 3—4 Stunden luftgetrocknet, das Filter mit den Algen möglichst fein zerschnitten und entsprechend den Angaben bei KYLIN (1910) mit Wasser, dem etwas Ammonsulfat zugesetzt war, extrahiert. Eine vierundzwanzigstündige Extraktion bei 2—3maliger Erneuerung des Lösungsmittels genügte stets, um das Phycocyan quantitativ herauszulösen. Der Rückstand wurde 1—2 Stunden im Dunkeln übertrocknet, darauf mit Methanol bis zur völligen Entfärbung behandelt, und der erhaltene, methanolische Gesamtextrakt der chromatographischen Analyse zugeführt. KYLIN setzt, um Faulnis zu verhindern, beim Ausziehen der Chromoproteide zur Desinfektion dem Wasser einige Tropfen Toluol zu. Von dieser Vorschrift mußte abgewichen werden, da das Toluol bei längerer Einwirkung scheinbar die alkohollöslichen Pigmente teilweise zersetzt und zur späteren Messung unbrauchbar macht Außerdem wurde durch Toluol die Klärung der wassrigen Phycocyanlosung mittels mehrfacher Filtration durch ein Schott-Glasfilter G 4 erschwert. Infolge der relativ kurzen Extraktionszeit des Phycocyans glaubte ich auf Zusatz eines Desinfektionsmittels verzichten zu konnen. Tatsächlich trat auch kaum eine merkbare Fäulnis ein, da die Extraktion bei einer Temperatur von ca. 5—10° C vorgenommen wurde. Die durch Filtrieren geklarte, wässrige Phycocyanlösung wurde dann direkt im Pulfrich-Photometer ausgemessen; eine Umfällung und Reinigung mit Ammonsulfat war wegen des damit unvermeidlich verbundenen Substanzverlustes nicht möglich, weil zum Vergleich mit den übrigen Farbstoffkomponenten das Phycocyan wenigstens strahlungsphysikalisch quantitativ erfaßt werden mußte.

Um Schwankungen durch Analysenfehler möglichst auszuschalten, wurde die Gesamtmenge des Analysengutes mit Wasser aufgeschwemmt, gleichmäßig durchmischt und auf mehrere aliquote Mengen geteilt. Oft wurden zwei davon gleichzeitig der Analyse zugeführt und aus beiden Analysenresultaten dann gegebenenfalls das Mittel gezogen. Kontrollbestimmungen der alkoholischen Gesamtextrakte in mehreren Proben erwiesen photometrisch fast vollige Übereinstimmung, so daß als sicher angesehen werden kann, daß in jedem Fall praktisch gleiches Ausgangsmaterial vorlag.

Alle Manipulationen wurden bei möglichst gedämpftem Licht ausgeführt, die erhaltenen Extrakte unter Stickstoff bei absoluter Dunkelheit aufbewahrt, um etwaige Veränderungen der Pigmente durch Photooxydation — auf deren Bedeutung erst kürzlich MONTFORT u. KÜSTERS (1940 b) hingewiesen haben — weitgehend zu vermeiden.

Um die gefundenen Pigmentmengen auf die Menge des Analysengutes beziehen zu können, wurden bei *Microcystis* Trockengewichtsbestimmungen mit einem aliquoten Teil des Ausgangsmaterials durchgeführt.

2. *Farbstoffanalyse von Microcystis aeruginosa*

a) Chlorophyll

Auf den Angaben von COHN (1867), HOFMEISTER (1867) und ASKENASY (1867) fußend, weist KRAUS (1872) in seiner Arbeit uber die Chlorophyllfarbstoffe für eine *Oscillaria*art nach, daß dieser Alge nur der blaugrüne Anteil der beiden bei höheren Pflanzen beobachteten Chlorophyllkomponenten zukommt. Spätere Arbeiten über die Pigmente der Cyanophyceen (REINKE 1876, NEBELUNG 1878, KOHL 1903) konnten die KRAUSschen Befunde im wesentlichen bestatigen

Neuere Untersuchungen lieferten dann SEYBOLD u. EGLE (1937). Diese Forscher analysierten eine braun aussehende Kolonie von *Nostoc commune* und konnten gleichfalls nur das Vorkommen von Chlorophyll a feststellen; Spuren von Chlorophyll b fuhrten sie auf eine Verunreinigung des Materials durch Moosprotonema zurück, eine Vermutung. die im Hinblick auf Prüfung an *Nostoc punctiforme* aus *Gunnera*-Rhizomen, welche nur die Komponente a ergab, durchaus zu Recht bestehen durfte. Im Anschluß an die damals noch gültige Lehrmeinung von der Anwesenheit geringer Mengen von Chlorophyll b bei Phaeophyceen kommt KYLIN (1937 b) zu der Anschauung, auch die Blaualgen entwickelten geringe Mengen von Chlorophyll b Seit jedoch SEYBOLD u. EGLE (1938 a) nachweisen konnten, daß die von WILLSTATTER u STOLL gefundenen 5% Chlorophyll b bei Braunalgen auf einem Analysenfehler - verursacht durch Abbauprodukte — beruhen, kann wohl auch die Ansicht von KYLIN bezüglich der Blaualgen nicht mehr aufrecht erhalten werden. Trotzdem erschien es mir notwendig, die Chlorophyllfrage bei einer bestimmten Cyanophycee auf chromatographischem Weg eingehend zu prüfen

Meine eigenen Untersuchungen bei *Microcystis aeruginosa* ergaben sowohl bei der Kapillaranalyse als auch bei der chromatographischen Adsorptionsanalyse k e i n e n Anhalt dafür, daß außer Chlorophyll a noch die Komponente b vorhanden sei. Auf Grund von ca. 20 Analysen erscheint es mir als sicher, daß *Microcystis aeruginosa* nur über die Komponente a verfügt, was vermutlich auch für alle übrigen Cyanophyceen zutreffen dürfte.

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß bei der chromatographischen Adsorptionsanalyse an Puderzucker im Chromatogramm zwei deutlich getrennte Zonen von Chlorophyll sichtbar wurden. Diese konnten bei oberflächlicher Betrachtung zu dem Schluß Anlaß geben, daß zwei verschieden geartete Chlorophylle vorlägen. Eine spektralphotometrische Bestimmung und Vergleichung der typischen Farbkurven bewies jedoch, daß es sich zweifelsfrei in beiden Fällen um Chlorophyll a handelt. Damit schaltet sowohl der Gedanke an Chlorophyll b als auch die Annahme einer dritten Komponente c (ZSCHEILE 1934) — die ohnehin von WINTERSTEIN u. SCHÖN (1934) widerlegt wurde — gänzlich aus. Um von vornherein den Einwand auszuschließen, die Entstehung der beiden differenzierten Ringe könne möglicherweise auf das Vorhandensein

von „Stopfzonen" im Chromatogramm zurückgeführt werden, sei bemerkt, daß die beiden Pigmentstreifen innerhalb der oberen Stopfzone auftraten und nicht an ihren Grenzen. In der Annahme, es könne sich vielleicht um durch Carotinoide oder Phaeophytin verunreinigtes Chlorophyll a handeln, wurde die obere Zone allein einer 4fachen Chromatographie unterworfen; jedoch mit negativem Ergebnis. Es trat weder eine erneute Differenzierung in zwei Zonen ein, noch wurden die optischen Daten gegenüber den zuerst erhaltenen Werten — abgesehen von Konzentrationsunterschieden, die einen gewissen Substanzverlust durch die Analyse andeuten — merkbar verändert gefunden. Das gleiche merkwürdige Verhalten beobachtete ich, wie übrigens bei ihrer Diatomeenanalyse auch SEYBOLD u. EGLE (1938 a), bei der Chromatographie der Pigmente von *Cyclotella*. Wie diese Erscheinung der Differenzierung einer einheitlichen Chlorophyllkomponente in zwei deutlich getrennte Ringe zu erklären ist, vermag ich nicht zu sagen. Sollten wirklich Spuren von Chlorophyll b, eventuell durch nicht ganz reines Material bedingt, wie es bei *Microcystis*kolonien ja möglich wäre, adsorptiv „anregend" gewirkt und die Differenzierung der beiden Farbzonen hervorgerufen haben? Diese Möglichkeit ist jedoch ziemlich unwahrscheinlich, da die Trennung der beiden Chlorophyllkomponenten bei Chlorophyceen — wie die Analysen von SEYBOLD u. EGLE beweisen — einwandfrei möglich ist. Es liegt aber trotz dieser beobachteten Erscheinung meines Erachtens kein Anlaß vor, an dem alleinigen Vorkommen von Chlorophyll a als grünem Pigment bei meiner Cyanophycee zu zweifeln. In den vorgeführten Kurven der Pigmentanalyse erscheinen deshalb die beiden Chlorophyllzonen stets rechnerisch zusammengezogen als Chlorophyll a.

Das bei *Microcystis aeruginosa* gefundene Chlorophyll zeigte bei blaugrüner Farbe die für Chlorophyll a typische Absorption im langwelligen Bereich und den Bezirk der „relativen optischen Leere" im kurzwelligen Grün und im Blaugrün (Fig. 11). Auch die spektroskopische Prüfung ergab das für Chlorophyll a typische Absorptionsspektrum, dagegen fehlte das dem Chlorophyll b zukommende Hauptabsorptionsband.

b) Carotinoide

Für die Algen herrscht bezüglich der gelben Pigmente eine erhebliche Mannigfaltigkeit, jedoch ist die Zahl der einwandfrei definierten Carotinoide heute noch relativ gering. Durch ihren ähnlichen chemischen Aufbau zeigen sie weitgehend gleiches Verhalten.

und die sonst so vorzügliche Dienste leistende chromatographische Adsorptionsanalyse bedarf noch mancher Verbesserungen, um eine sichere Trennung der einander nahestehenden Farbstoffe zu erreichen.

Die ersten Angaben über das Vorkommen einer gelben Farbkomponente bei Cyanophyceen verdanken wir NAGELI (1849), der im „Phycochrom" — wie er das Gesamtpigment bezeichnete — neben einem blaugrünen Bestandteil einen orangefarbenen nachweist, der von KRAUS u. MILLARDET (1868) als „Phycoxanthin" bezeichnet wurde. In einer späteren Arbeit spricht KRAUS (1872) die Vermutung aus, daß es sich hier nicht um einen einheitlichen Farbstoff handelt, sondern wohl ein Gemisch vorliegt. Nach REINKE (1876) ist dieses Phycoxanthin nicht identisch mit dem von SORBY (1873) bei Phaeophyceen gefundenen Fuco-

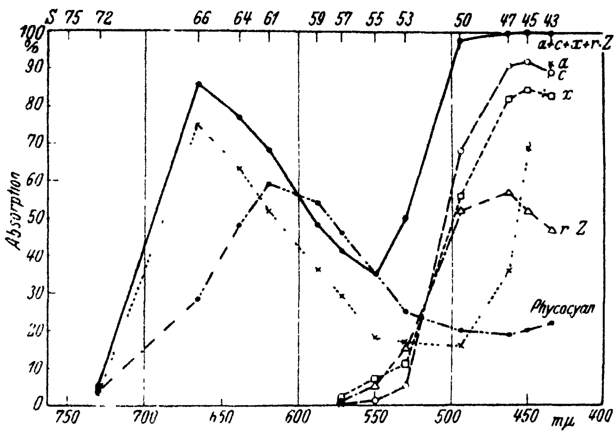


Fig. 11. Absorptionskurven des Gesamtpigmentes und der Farbstoffkomponenten von *Microcystis aeruginosa*. (120.0 mg Trockengewicht, 100 ccm, s = 30 mm, Phycocyan in Wasser)

xanthin. Carotin wurde auf Grund früherer Angaben bei SORBY (1873) und NEBELUNG (1878) durch TAMMES (1900) und später von KOHL (1902, 1903) einwandfrei nachgewiesen. Letzterer stellte auf Grund seiner Analysen drei Farbstoffe bei Blaualgen fest, nämlich Chlorophyll, Carotin und Phycocyan, außerdem vermutete er noch die Anwesenheit von Xanthophyll.

KYLIN (1927) gelang es mit Hilfe der kapillaranalytischen Methode für *Calothrix* die Anwesenheit von vier carotinoiden Farbstoffen festzustellen. Das bisher als „Phycoxanthin" bezeichnete Pigment belegte er — um einer Verwechslung mit dem bei Braunalgen und Diatomeen vorhandenen Carotinoid „Fucoxanthin" vorzubeugen — mit dem Namen „Myxorhodin", welches nach seinen Analysen in zwei Modifikationen α und β auftreten soll. Außer den beiden Myxorhodinkomponenten wies er Carotin und einen ziegelroten Farbstoff, „Kalorhodin", nach, der weitgehend mit dem „Phyllorhodin" bei höheren Pflanzen (KYLIN 1926) übereinstimmen soll. SEYBOLD u. EGLE (1937) vermuteten für Cyanophyceen allgemein nur ein e i n z i g e s Carotinoid, nämlich Carotin β, korrigierten sich aber neuerdings (1938 a) auf Grund von Analysen an marinen

Cyanophyceen dahingehend, daß mehrere gelbe und rötliche Carotinoide auftreten, über die sie keine genaueren Angaben machen.

Für *Microcystis aeruginosa* konnte ich durch meine Analysen die Anwesenheit von Carotin bestätigen. Und zwar erwies sich der Carotingehalt als außerordentlich hoch, nämlich — als Mittelwert aus vier Analysen — 0,158 mg für 120,0 mg Trockengewicht (lufttrocken) des Ausgangsmaterials, ein Umstand, auf den schon Kohl (1903 S. 80) hingewiesen hat: „bei vielen Cyanophyceen herrscht Carotin entschieden quantitativ vor". Der gefundene Farbkörper zeigte in Benzin bei der Messung im Pulfrich-Photometer die für

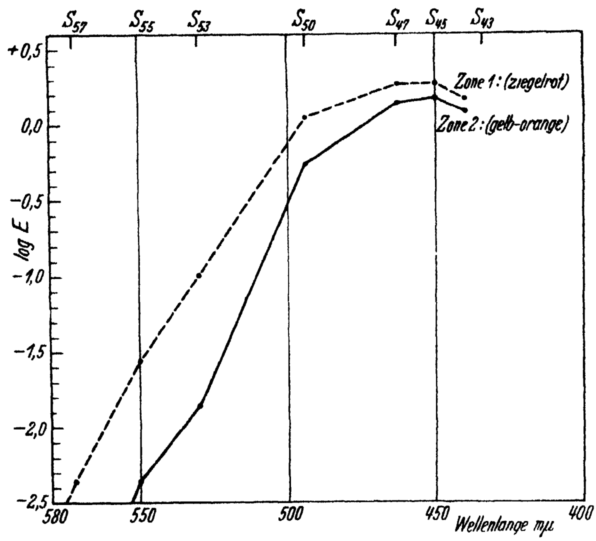


Fig. 12. „Typische Farbkurven" der beiden Carotinkomponenten von *Microcystis aeruginosa* (in Benzin)

das Carotin ganz allgemein typische Kurve mit der beginnenen Absorption bei 550 mμ und dem Maximum bei 450 mμ (Fig. 11). Im Spektroskop lagen die beiden Bänder des Carotins in Benzin zwischen 505/475 mμ und 459/445 mμ. Gegenüber der Angabe bei Willstätter u. Stoll (1913) und Kylin greift also das erste Band etwas weiter in den langwelligen Bereich. Durch diesen Umstand veranlaßt wurde das durch Chromatographie an Puderzucker bereits vom Chlorophyll getrennte Carotin einer erneuten Chromatographie an Aluminiumoxyd (Merck, stand. n. Brockmann) unterworfen. Hierbei trat eine einwandfreie Differenzierung in zwei Zonen auf, und zwar entstand ein oberer, mehr ziegelrot gefärbter Ring (Zone 1) und darunter — durch zwei bis vier cm farbloses

Aluminiumoxyd getrennt — ein gelb-oranger Streifen (Zone 2). Beide Zonen wurden getrennt eluiert und in Benzin zur Ausmessung gebracht.

Je noch zweimal wiederholte Chromatographie der beiden getrennten Farbkörper erwies die Einheitlichkeit der Pigmente. Die Zone 2 ergab eine für Carotin durchaus normale Absorptionskurve, die zusammen mit dem spektroskopischen Befund auf Carotin β hinzudeuten scheint. In der „typischen Farbkurve" der beiden Bestandteile (Fig. 12) zeigt die ziegelrote Komponente (Z. 1) im linken Teil zwischen 550—500 mμ einen etwas stärkeren Anstieg, der wohl nicht allein auf höhere Konzentration zurückzuführen ist. Im Absorptionsspektrum lagen die Bänder des „ziegelroten Carotins" zwischen 505/479 mμ und 460/452 mμ, also ein wenig

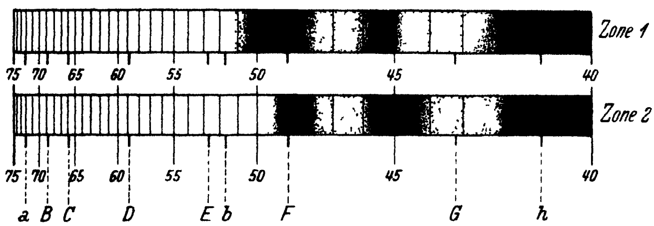


Fig. 13. Absorptionsspektra der beiden Carotinkomponenten von *Microcystis aeruginosa* (in Benzin)

weiter zum langwelligen Bezirk hin verschoben als dies bei Carotin β der Fall ist (Fig. 13).

Auch bei der Kapillaranalyse wurden für das Carotin die zwei verschieden gefärbten Zonen beobachtet, die beide mit 20%iger Salzsäure keine Verfärbung, mit konzentrierter Salpetersäure eine Blaufärbung ergaben.

Obige Befunde wurden durch eine zweite Analyse bestätigt, weitere Untersuchungen zur Nachprüfung waren leider nicht möglich, da *Microcystis*-Material in ausreichender Reinheit nicht mehr zur Verfügung stand. Ob trotz des deutlichen Farbunterschiedes und der chromatographischen Trennung die geringen Differenzen in den optischen Daten zu der Annahme berechtigen, daß bei *Microcystis aeruginosa* zwei Carotinkomponenten vorkommen, muß zunächst noch offenbleiben und bedarf einer erneuten Prüfung an Hand größerer Materialmengen. Vielleicht erweist sich die ziegelrote Komponente als identisch mit dem von Kylin (1927) für Cyanophyceen angegebenen „Kalorhodin"; Farbe und Verhalten gegen 20%ige Salzsäure könnten darauf hindeuten.

Was die oxydierten Carotinoide — die Xanthophylle — bei *Microcystis* anlangt, so traten bei der Chromatographie mehrere gelbliche bis rötliche Carotinoide auf, wie auch schon SEYBOLD u. EGLE (1938 a) an *Rivularia* beobachteten. Da aber die vorliegenden Analysen bei *Microcystis* mir nicht ausreichend erscheinen, um die einzelnen Komponenten sicher mit den von KYLIN (1927, 1937 b) bei Blaualgen gefundenen Carotinoiden zu identifizieren, beschränke ich mich darauf, das Chromatogramm mit den einzelnen Farbringen zu beschreiben und die optischen Daten der Farbstoffe, soweit sie zu ermitteln waren, mitzuteilen. Es bedarf eingehenderer, weiterer Analysen, um die Farbstoffausrüstung von *Microcystis* bezüglich der Xantophylle e i n d e u t i g zu klären.

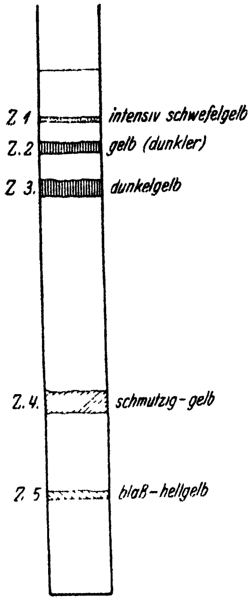


Fig. 14 Chromatogramm der „Xanthophylle“ von *Microcystis aeruginosa* an Puderzucker

Bei der Abtrennung der Xantophylle von Chlorophyll und Phaephytinresten (Chromatographie an Zucker oder Calciumkarbonat) trat regelmäßig, direkt am oberen Rand der Säule und mehrere Millimeter breit, ein rosaroter Ring auf, der selbst bei intensivem Entwickeln mit reinem Benzol seinen Platz nicht veränderte. Er ist im folgenden in den Kurven und Tabellen als „rosa Zone“ aufgeführt. Das Eluat dieses Ringes in Methanol war nicht mehr rötlich oder rosarot, sondern gelbbraun gefärbt. Darunter wurde eine etwas verwaschene, graugrüne Zone sichtbar, die zweifelsfrei dem Phaeophytin zukommt; optische Nachmessungen im Photometer bestätigten dies. Zwischen der „rosa Zone“ und dem Phaeophytin trat gelegentlich ein schmaler blaugrüner Ring auf, Reste von Chlorophyll a, die durch die Ausschüttelung nicht quantitativ von den Xantophyllen getrennt waren. Etwa 3—4 cm unter dem Phaeophytin wurde dann der gelbe bis indischgelbe Ring der Xanthophylle sichtbar.

Da in dieser Zone geringe Differenzierungen auftraten, wurden unter besonderen Kautelen zwei chromatographische Analysen dieser Xanthophylle an besonders vorbehandelten Puderzucker durchgeführt. Hierbei traten nach sorgfältigem Entwickeln mit Benzol-Benzingemischen 5 deutlich voneinander abgesetzte Ringe

auf, die durch mehrere Millimeter, meist sogar Zentimeter breite ungefärbte Zonen getrennt waren (Fig. 14). Zu oberst zeigte sich, intensiv schwefelgelb gefärbt, ein 2 mm breiter Ring (Z. 1), ca. 10 mm darunter ein zweiter, etwa 5—7 mm breiter Ring (Z. 2) in etwas dunklerem Gelb als Z. 1. In etwa gleicher Entfernung darunter trat eine weitere gelbe Zone von ähnlicher Farbe wie Ring Z. 2 auf, die als Z. 3 bezeichnet wird. Wesentlich tiefer (ca. 10 cm) saß ein schmutziggelber, wenig intensiv gefärbter Ring (Z. 4), und weitere 4 cm darunter bildete sich eine relativ schmale Zone von sehr blasser, hellgelber Farbe aus (Z. 5, ca. 3 mm). Das unten in

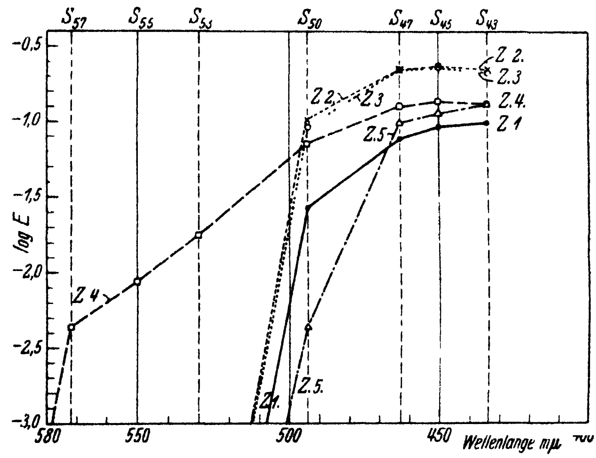


Fig. 15. „Typische Farbkurven“ der „Xanthophyll“-Modifikationen von *Microcystis aeruginosa*

die Saugflasche laufende Lösungsmittel war vollständig farblos und ergab auch beim Eindunsten keinen Pigmentrückstand.

Die einzelnen Zonen wurden mit Methanol eluiert und gesondert photometrisch gemessen. Fig. 15 gibt die Meßergebnisse, und zwar als „typische Farbkurven“, in der bekanntlich verschiedene Konzentrationen des gleichen Farbstoffes nur eine parallele Verschiebung des Kurvenverlaufes bedingen. Zone 2 und 3 zeigen einen derartig gleichen Verlauf, daß ich zu der Annahme neige, es handelt sich hier um das gleiche Pigment, darauf deutet auch die ähnliche Farbe beider Chromatogrammzonen hin, das aus unbekannten Gründen in zwei Ringe gespalten wurde. Diesen beiden Zonen sehr ähnlich erweist sich auch der Verlauf bei Z. 1; jedoch ist bei S 43 eine deutlich ansteigende Absorption zu beobachten, so daß diese Zone möglicherweise einen eigenen Carotinoidfarbstoff

darstellt, falls nicht ein minimaler Phaeophytinrest den Photometerwert bei S 43 verfälscht hat. Von den beiden anderen Kurven greift die von Z. 4 auffallend weit nach „links“, d. h. ins mittlere Grün. Man kann also wohl mit ziemlicher Sicherheit hier eine besondere Komponente annehmen. Ebenso dürfte Z. 5, obwohl eine gewisse Ähnlichkeit mit Z. 1 unverkennbar ist, auch schon wegen der verschiedenen Lage im Chromatogramm als besonderer Bestandteil zu werten sein.

Einer spektroskopischen Prüfung der einzelnen Eluate stand die geringe Pigmentkonzentration entgegen. und sie lieferte zu unsichere Ergebnisse, um diese hier mitzuteilen. Leider mußte aus Zeitmangel und dann erfolgter Einberufung zum Feldheer die kapillaranalytische Trennung und Prüfung mit verschieden stark dissoziierten Säuren unterbleiben. Ein kurzer Vorversuch — mit freilich nicht ganz einwandfreiem Material — deutet stark auf das Vorhandensein von mindestens d r e i h ö h e r oxydierten gelben Pigmenten hin, die beim Betupfen mit 20%iger Salzsäure sämtlich eine blaue bis grünliche Verfärbung aufwiesen. Eine Identifizierung mit den von Kylin (1927, 1937 b) bei Cyanophyceen und von Strain (1938) bei Laubblättern aufgefundenen Xanthophyllen ist vorläufig nicht möglich.

Bei der kapillaranalytischen Prüfung der aus dem Chromatogramm gewonnenen „rosa Zone“ traten zwei Bänder auf: ein unteres: rosarot (mit 20%iger Salzsäure grün), und direkt darüber ein mehr rötlichgelb gefärbtes (mit 20%iger Salzsäure schwach grünlich, dann rasch Bleichung). Insbesondere das Verhalten gegen Salzsäure scheint auf eine eventuelle Identität dieser Zone mit dem „Myxorhodin“ Kylins (1927, 1937 b) hinzuweisen; ein sicherer Anhalt für diese Vermutung ist nicht gegeben.

Bei der späteren Berechnung der Quotienten ist die rosa Zone wie ein Xanthophyll behandelt, und ihre Menge nach einer für Xanthophyll aufgestellten Eichkurve angegeben worden. Ebenso werden die verschiedenen Zonen Z. 1 bis Z. 5 einheitlich als Xanthophyll berechnet.

c) Chromoproteide

Phycocyan nannte Kützing (1843) ein bereits von Nees von Esenbeck (1836) bei Cyanophyceen nachgewiesenes wasserlösliches, blaues Pigment, das auch von Nägeli (1849) bei *Chroococcaceen* und *Nostoc* gefunden wurde. Einen bedeutsamen Beitrag lieferte Cohn (1867) mit seinen Untersuchungen an Spirulina. Er gibt die chemischen und optischen Eigenschaften des Farbstoffes richtig an und vermutet auf Grund seiner Befunde sogar schon die Eiweißnatur des

Pigments. Weitere Untersuchungen liegen von HOFMEISTER (1867) und ASKENASY (1867) vor. Insbesondere an Rhodophyceen, von denen Reinmaterial leichter zu erhalten ist, sind in der Folgezeit von vielen Forschern die wasserlöslichen Farbstoffe näher untersucht worden (s. Literatur bei KYLIN [1937 a]). MOLISCH (1895) spricht auf Grund positiv ausgefallener Eiweißreaktionen dem Phycocyan Eiweißcharakter zu und vermutet die Verknüpfung von Eiweiß- und Farbkomponente zum Chromoproteid, das er auch kristallin darzustellen vermag. Weitere Arbeiten liegen dann vor von KOHL (1903), GAIDUKOV (1903), MOLISCH (1906), der verschiedene Phycocyanmodifikationen mit 2—4 Absorptionsbändern bei Cyanophyceen beobachtet, und BOCAT (1908).

Die ausführlichsten Beiträge über die Chromoproteide bei Blaualgen lieferten KYLIN (1910, 1912 a, 1912 b, 1931, 1937 b) und BORESCH (1921 a, 1921 b).

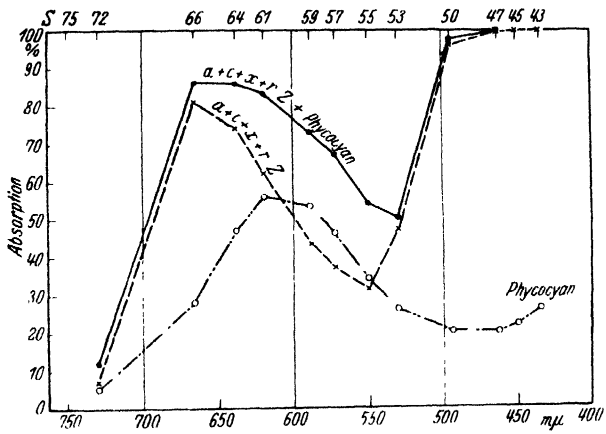


Fig. 16. Absorptionskurven der alkohollöslichen und wasserlöslichen Pigmente von *Microcystis aeruginosa*. (120,0 mg Trockengewicht, 100 ccm, s = 30 mm)

Nach ihren Untersuchungen gibt es einmal Cyanophyceen, die nur Phycocyan enthalten, zweitens solche, die sowohl Phycocyan als Phycoerythrin ausbilden, und drittens schließlich Blaualgen, bei denen der Anteil der wasserlöslichen Farbstoffe überwiegend oder gar ausschließlich vom Phycoerythrin gestellt wird. Nach BORESCH (1921 a) ist das Phycoerythrin der Blaualgen nicht mit dem bei Rotalgen gefundenem identisch. KYLINs (1912 a) Untersuchungen machten es wahrscheinlich, daß bei den Cyanophyceen zwei verschiedene Phycocyanmodifikationen, nämlich blaugrünes Phycocyan mit einem Absorptionsband und blaues Phycocyan mit zwei Bändern vorkommen. Diese treten jedoch niemals in der gleichen Alge nebeneinander auf, wie es bei Chlorophyll a und b für Grünalgen und höhere Pflanzen bekannt ist. Die von MOLISCH (1906) beobachteten Modifikationen mit zwei bis vier Absorptionsbändern dürften auf ein Gemisch von Phycocyan und Phycoerythrin zurückzuführen sein und nicht mehr als besondere Modifikationen bewertet werden.

Zur Untersuchung der Chromoproteide wurden Aufschwemmungen von *Microcystis aeruginosa* in der oben angegebenen Weise

(s. Methodik) filtriert und nach Wasserextraktion das Pigment teils direkt, teils nach Umfällung mittels Ammonsulfat, zur Analyse gebracht. Die wässrige, durch Filtration geklärte Lösung war blau bis blaugrün (bei geringer Konzentration mehr grünlich) gefärbt und wies eine intensiv dunkelkarminrote Fluoreszenz auf. Definierte Kristalle wurden niemals erhalten, vielmehr entstand mit Ammonsulfat nur eine amorphe Fällung; bei geringerer Zugabe von Ammonsulfat und langsamem Verdunsten bildeten sich gleichfalls keine Kristalle. Dies deckt sich mit den Befunden Kylins (1912a, 1937b) an *Calothrix*, *Lyngbya* und *Hydrocoleum*.

Fig. 16 enthält außer den Kurven für Chlorophyll und Carotinoide auch die Absorptionskurve des wässrigen Extraktes auf Grund von Durchlässigkeitsmessungen mittels des Pulfrich-Photometeres. Das Chromoproteid zeigt ein einziges Absorptionsmaximum bei Filter S 61 (619 mμ); die merkbare Absorption im kurzwelligen Teil des Spektrums geht zu Lasten von Verunreinigungen organischer Natur, wie auch Kylin (1937b) für die mitgeteilten Werte bei Molisch (1906) — der gleichfalls nur mit einem ungereinigten Rohextrakt arbeitete — mit vollem Recht annimmt. Denn bei dem mehrfach umgefällten Farbstoff verringerte sich in meinen Messungen die Absorption „rechts" von 500 mμ mit steigendem Reinheitsgrad immer mehr. Leider ist bei der Umfällung mit Ammonsulfat ein gewisser Substanzverlust nicht zu umgehen. Deshalb erachte ich es für richtiger, zum Erhalt eines Maßstabes für den optischen Anteil der einzelnen Farbstoffe am Gesamtpigment für Phycocyan die wässrige Lösung direkt auszumessen. Der Kurvenverlauf stimmt grundsätzlich mit der Absorptionskurve überein, die Kylin (1912a S. 399) für das blaugrüne Phycocyan aufstellt. Die Anwesenheit von Phycoerythrin müßte sich durch ein zweites Absorptionsmaximum bei ca. 550 mμ verraten; daß dies in keiner der durchgeführten Analysen auftrat, berechtigt meines Erachtens zu dem Schluß, daß Phycoerythrin bei *Microcystis aeruginosa* nicht vorkommt. Gestützt wird dies auch noch durch den Befund bei der Kapillaranalyse, wo nur eine einzige, tiefblau gefärbte Zone auftrat, welche mit Säure bzw. Alkali die für Phycocyan charakteristischen Farbänderungen aufwies.

Die spektralanalytische Untersuchung ergab gleichfalls nur ein einziges Absorptionsband zwischen 618—628 mμ (Kylin 618 bis 624 mμ); auch hier hätten sich Beimengungen von Phycoerythrin oder gar das Vorliegen der blauen Phycocyanmodifikation durch Auftreten eines zweiten Bandes sofort bemerkbar machen müssen.

Das war jedoch weder im Rohextrakt, noch in der gereinigten Lösung jemals der Fall. Für die blaue Modifikation, die KYLIN (1912 a) bei einer Phormidiumart fand, vermuten ohnedies BORESCH (1921 b) und auch KYLIN (1937 b) selbst, daß es sich um ein Gemisch von Phycoerythrin und Phycocyan gehandelt haben könne, so daß auf diese Weise zwei Absorptionsbänder sichtbar wurden. Für *Microcystis aeruginosa* läßt sich also die Annahme KYLINS (1937 b) bestätigen, daß wahrscheinlich den Cyanophyceen nur das blaugrüne Phycocyan als einzige Modifikation zukommt.

Leider gelang es mir nicht, das Phycocyan in erforderlicher Reinheit und vor allem frei von Ammonsulfat darzustellen, um es als Testmaterial zur Ermittlung einer Eichkurve benutzen zu können.

3. *Farbstoffanalyse von Cyclotella Meneghiniana*

Der zweite Hauptbestandteil des Planktons, nämlich die im Spätherbst und Winter fast allein auftretende *Cyclotella Meneghiniana* sei im folgenden bezüglich ihrer einzelnen Farbstoffkomponenten untersucht.

Da Material nur in relativ beschränkter Menge zur Verfügung stand, mußte bei den Analysen auf die Bestimmung des Trockengewichtes als Bezugseinheit verzichtet werden.

Die ersten Angaben uber die Pigmente der Diatomeen macht KÜTZING (1844), indem er die Anwesenheit von Chlorophyll feststellte. Diesen Angaben wird durch NAGELI (1849) widersprochen; nach ihm kommt bei Diatomeen einzig „Diatomin", ein chlorophyllähnlicher Farbstoff vor. ASKENASY (1867), KRAUS u MILLARDET (1868) und NEBELUNG (1878) weisen neben Chlorophyll einen braunen Farbstoff „Phycoxanthin" nach

Das Vorkommen von Carotin bei Diatomeen wurde durch TAMMES (1900) und KOHL (1902) sichergestellt. MOLISCHS (1905) Ansicht von der Existenz eines braunen Chlorophylls „Phaeophyll", das postmortal in Chlorophyll ubergehen sollte, wurde schon im selben Jahr durch TSWETT (1905) widerlegt, und MOLISCHS „Leucocyan" von dem russischen Forscher als Fucoxanthin identifiziert.

KOHL (1906) findet im Chromatophorenpigment der Diatomeen drei Farbstoffe, nämlich Chlorophyll (ob a oder b ist nicht gesagt), Carotin und Xanthophyll. Dies wurde von KYLIN (1927) dahingehend erweitert, daß zwei Xanthophyllmodifikationen — er bezeichnet sie als „Xanthophyll" und „Phylloxanthin" — neben Chlorophyll, Carotin und Fucoxanthin α und β vorkommen. Die Anwesenheit von zwei Fucoxanthinisomeren stellten SEYBOLD u. EGLE (1938 a) in ihren Farbstoffanalysen ebenfalls fest, und MONTFORT (1940 a) führt die Absorptionskurven der Pigmentkomponenten von braunen, marinen Diatomeen aus dem Solgraben von Artern vor. Nach seinen Untersuchungen ließ sich neben den gelben Pigmenten nur die Chlorophyllkomponente a nachweisen, was übrigens auch SEYBOLD u. EGLE (1938 a) bei ihren Helgolander Diatomeenanalysen feststellen konnten.

Die hier vorgeführte Analyse von *Cyclotella* zeigt die Absorp-

tionskurven des Gesamtpigmentes und der einzelnen Farbstoffkomponenten (Fig. 17).

a) Chlorophyll

Das Chlorophyll zeigt den für die Komponente a typischen Kurvenverlauf. Auch der spektroskopische Befund wies eindeutig nur auf Chlorophyll a hin, mit dem typischen, intensiven Absorptionsband im Rot. Wie schon oben erwähnt, trat auch hier bei der chromatographischen Trennung vom Carotin eine deutliche Differenzierung des Chlorophylls in zwei Zonen ein, deren Eluate sich spektro-

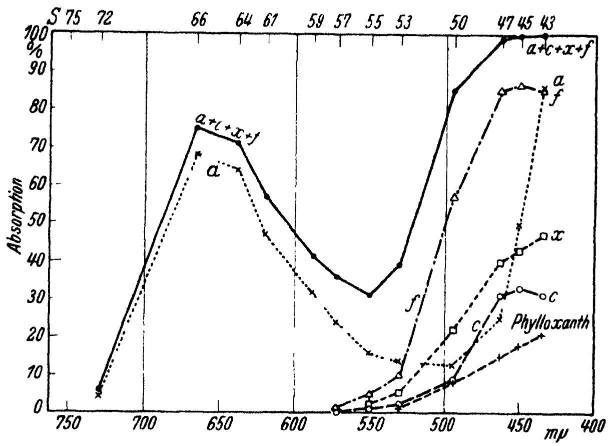


Fig 17. Absorptionskurven des Gesamtpigmentes und der Farbstoffkomponenten von *Cyclotella Meneghiniana*. (100 ccm, s = 30 mm)

skopisch wie auch in der „typischen Farbkurve" in keiner Weise unterscheiden. Ein geringer Anteil Phaeophytin ist auf die Anwesenheit von etwas Detritus im Plankton zurückzuführen.

b) Carotinoide

Entsprechend den Befunden von Seybold u. Egle (1938 a) und Montfort (1940 a) wurde auch bei *Cyclotella* Carotin gefunden. Der Farbstoff scheint nur in einer Modifikation vorzuliegen; eine Aufteilung in zwei Zonen — wie bei *Microcystis* — wurde weder im Chromatogramm, noch bei der Kapillaranalyse erhalten.

Bei der Chromatographie der Xanthophylle traten neben Fucoxanthin zwei verschieden gefärbte Zonen auf, eine mehr dunkelgelbe des Xanthophylls im engeren Sinne und eine hellschwefelgelbe. Diese Differenzierung wurde gleichfalls bei der Kapillaranalyse beobachtet; direkt oberhalb des Xanthophyllbandes trat eine

schwefelgelbe Farbzone auf (das Fucoxanthin wurde zuvor durch Ausschütteln mit wässriger Monophosphatlösung nach Kylin 1927 S. 63 entfernt). Auf Grund der Farbreaktion mit 20%iger Salzsäure — die schwefelgelbe Komponente färbte sich rasch blaugrün, während das Xanthophyll erst nach längerer Einwirkung einen bläulichen Stich zeigte — halte ich die schwefelgelbe Zone für identisch „mit dem von Kylin (1927) bei Phaeophyceen und Diatomeen nachgewiesenen „Phylloxanthin". Dieses soll nach demselben Autor gleichfalls in den Blättern der höheren Pflanzen zu finden sein. Ob dieses „Phylloxanthin" mit dem von Winterstein u. Stein (1934) bei Laubblättern gefundenen „Violaxanthin" identisch ist, muß offen bleiben.

Das am höchsten oxydierte Xanthophyll „Fucoxanthin", welches den stärksten Anteil an der Absorption zwischen 550 bis 470 mμ einbringt, scheint bei *Cyclotella* — wie auch von Kylin (1927) für Braunalgen und Kieselalgen nachgewiesen — aus zwei Isomeren α und β zu bestehen. Ich erhielt einmal bei der Chromatographie eine Differenzierung in zwei Zonen (obere orange, untere rötlich-orange); eine getrennte Elution und Ausmessung war jedoch nicht möglich[1]).

4. *Vergleichende Betrachtung der beiden Typen*

a) Vergleich der Pigmente von Braun-, Kiesel- und Blaualgen

Ein Vergleich der in Fig. 11 und 17 vorgeführten Kurven zeigt, soweit die Absorption des alkoholischen Gesamtextraktes in Betracht gezogen und von der verschiedenen Menge des Ausgangsmaterials abgesehen wird, eine weitgehende Übereinstimmung. Einen ebenso gleichartigen Verlauf zeigen die Kurven für das Chlorophyll, die in beiden Fällen ausschließlich durch Chlorophyll a bedingt werden. (Die Differenz zwischen Chlorophyll- und Gesamtextraktkurven im roten bis gelben Spektralbezirk [s. besonders Fig. 11] geht auf Kosten von etwas Phaeophytin, das der Übersichtlichkeit halber in die Figuren nicht mit eingezeichnet wurde.) Eine nähere Besprechung erfordert der Bereich von 550—450 mμ und die Absorption der einzelnen Carotinoidbestandteile.

Zuvor sei noch auf die Analyse der Braunalge *Laminaria saccharina* hingewiesen, die im Frühjahr 1939 in der Kieler Förde

[1]) Die begonnene weitere Untersuchung über diese Frage wurde durch Einberufung zum Heeresdienst unterbrochen.

aus ca. 10—12 m gedredscht wurde, also ein Tiefen-Schwachlichtmaterial darstellt (Fig. 18). Ein Vergleich der Kurven beweist die außerordentliche Übereinstimmung von Phaeophyceen und Diatomeen bezüglich ihrer Farbstoffausrüstung, die von der gültigen Lehrmeinung vertreten und jüngst von Montfort (1940 a) erst wieder erwiesen wurde. Auf die Übereinstimmung wird später bei der Betrachtung der optischen und chemischen Mengenverhältnisse noch hinzuweisen sein.

Kehren wir zu dem Vergleich von *Microcystis* und *Cyclotella* zurück. Einer Identität des Chlorophylls in beiden Typen auf der

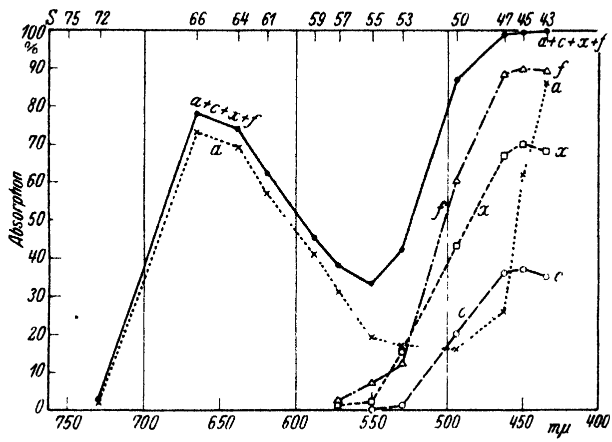


Fig. 18. Absorptionskurven des Gesamtpigmentes und der Farbstoffkomponenten von *Laminaria saccharina* aus der Kieler Förde. (Schwachlicht-Tiefenmaterial aus 10—12 m Meerestiefe; 32 qcm, 100 ccm, s = 30 mm)

einen Seite steht die außerordentliche Verschiedenheit der Carotinoide auf der anderen Seite entgegen. *Cyclotella* verfügt — wie auch *Laminaria* — über das hochoxydierte Fucoxanthin, das gegenüber dem Xanthophyll bereits bei 550 mμ eine merkbare Absorption liefert (vgl. Fig. 17).

Der weitere Verlauf der Kurve des Gesamtextraktes wird dann ab 533 mμ überwiegend durch die Absorption des Fucoxanthins bedingt, während die übrigen Carotinoide daneben relativ zurücktreten. Vor allem erweist sich der Carotingehalt als sehr niedrig, was für die meisten bisher untersuchten Braun- und Kieselalgen charakteristisch ist. Auf diesen Umstand ist besonders hinzuweisen, wenn *Microcystis aeruginosa* in diesen Vergleich brauner Zellen einbezogen wird. Als Blaualge fehlt ihr naturgemäß das Fucoxanthin. Dem gegenüber ist aber der Carotingehalt derartig ge-

steigert, daß die Absorption des alkoholischen Gesamtextraktes nun in stärkstem Maß durch das Carotin beeinflußt wird. Hier erscheint also der Satz, den MONTFORT (1940 a S. 71) für Kiesel-, Braun- und Grünalgen wegen fast gleicher Mengen Carotin trotz Vorliegens biochemischer und funktionell verschiedener Typen aufstellt, nämlich: daß den nicht oxydierten Carotinen photochemisch bei sonst gegensätzlichen Typen des Pigmentapparates wohl keine bedeutsame Rolle zukommt, zunächst durchbrochen. Denn bei *Microcystis*[1]) liefert schon allein das Carotin im Bereich von 530—450 mμ einen Anteil an der Absorption des Gesamtextraktes, der weit über das hinaus geht, was sonst bei Algen — Blaualgen ausgenommen — zu beobachten ist. Auf diesen Punkt wird nachher noch besonders eingegangen. Ob sich freilich aus dieser photochemischen Gegensätzlichkeit zwischen Fucoxanthinalgen und Blaualgen ein Anhaltspunkt für eine funktionelle Gleichwertigkeit bezüglich der Ausnutzung der hier (anstatt vom Fucoxanthin) vom Carotin eingebrachten Energie herleiten läßt, ist eine zweite Frage, die ohne eingehende Untersuchungen des Assimilationsverhaltens in verschiedenen Spektralbereichen nicht zu beantworten ist. Dies um so mehr, als wir heute bezüglich der Mitwirkung der Carotinoide am Assimilationsprozeß nichts darüber auszusagen vermögen, ob ihre Mitbeteiligung nur photochemischer Natur, oder ob sie gleichzeitig rein chemisch — im Redoxsystem — aufzufassen ist (vgl. MONTFORT 1940 a S. 91 ff.).

Tabelle 6 Chemische Pigmentmengen bei Diatomeen, Phaeophyceen und Cyanophyceen. (Werte in mg Pigment)

Pflanze	a	c	x	f	x+f
Cyclotella Meneghiniana . . .	0,920	0,022	0,114	0,146	0,260
marine *Diatomeen*	1,230	0,019	0,086	0,167	0,253
Laminaria saccharina	1,220	0,027	0,194	0,158	0,352
	a	c	x	r · Z	x + r · Z
Microcystis aeruginosa . . .	1,060	**0,158**	0,284	0,253	**0,537**

(marine Diatomeen nach MONTFORT, „rosa Zone" bei *Microcystis* berechnet als Xanthophyll)

Des weiteren ist bei *Microcystis* noch zu bemerken, daß der Xanthophyllgehalt ebenfalls sehr hoch liegt. Rechnet man die fragliche „rosa Zone" als Xanthophyll, so ergibt sich sogar eine Kurve in etwa gleicher Höhe wie die des Carotins.

[1]) Vgl dazu Fig. 11.

Die Bestimmung und Vergleichung der chemischen Pigmentmengen gibt insofern kein ganz einwandfreies Bild, als für *Cyclotella* eine sichere Bezugsgröße für die Menge des Ausgangsmaterials nicht eingesetzt werden kann. Betrachtet man Tab. 6, so läßt sich aber für einen Vergleich der Pigmente von Phaeophyceen, Diatomeen und Cyanophyceen folgendes sagen: Bei rein zufällig etwa gleich großem Chlorophyllgehalt der drei Typen in den verwendeten Proben stimmen die Mengen der Polyenalkohole (x + f) bei *Cyclotella* und marinen Diatomeen sehr gut überein; auch *Laminaria* liegt noch etwa in der gleichen Größenordnung. Dagegen besitzt die Blaualge mengenmäßig in mg ausgedrückt nahezu doppelt so viel Xanthophylle als die Fucoxanthinalgen (unter der Voraussetzung, daß die „rosa Zone“ als Xanthophyll berechnet wird). Sofort in die Augen aber fällt der außerordentliche Unterschied im Carotingehalt. Während die braunen Vertreter eine sehr gute Übereinstimmung zeigen, fällt *Microcystis* vollständig aus dem Rahmen heraus. Die Werte von *Cyclotella* (0,022 mg) und *Laminaria* (0,027 mg) liegen auch im Rahmen des Wertes, den Montfort (1940 a) für seine marinen Diatomeen angibt. Bei der Blaualge aber ist mit 0,158 mg etwa 8mal soviel Carotin vorhanden als bei ziemlich gleichem Chlorophyllgehalt die Fucoxanthinalgen aufweisen.

b) Anteil der Pigmente am Energiegewinn im Bereich 500—450 mμ

Vergleichen wir Diatomeen, Phaeophyceen, Cyanophyceen und Chlorophyceen bezüglich des Anteils der einzelnen Komponenten an der Absorption des Gesamtextraktes im Bereich von 500—450 mμ, so ergibt sich Tabelle 7. (Den Werten

Tabelle 7. Anteil der Pigmentkomponenten an der Absorption des Gesamtextraktes im Bereich 500—450 μm

Pflanze	Gesamtpigm.	Chlorophyll	Xanthophylle	Carotin
Microcystis aeruginosa . .	100	29	87[1])	**82**
Cyclotella Meneghiniana .	100	24	88 [2])	23
Diatomeen (Solquelle) . .	100	20	82 [2])	24
Laminaria digitata . . .	100	32	93 [2])	33
Ulva lactuca	100	**75**	56	25

[1]) = Xanthoph. + rosa Zone [2]) Xanthoph. + Fucoxanth.

liegen die durch Integration ermittelten Flächeninhalte der Absorptionskurven zugrunde.) Die Chlorophyllwerte — *Ulva* sei zunächst

ausgenommen — liegen alle etwa bei der gleichen Größenordnung, ebenso die Zahlen für die Polyenalkohole. Beim Carotin fällt sofort der überaus hohe Wert für *Microcystis* auf, während bei den übrigen Algen, einschließlich *Ulva*, dieser Anteil ziemlich gleich groß, aber niedrig erscheint. *Ulva lactuca*, deren Werte — ebenso wie die für marine Diatomeen — nach MONTFORT (1940a S. 70 Tab. 1) eingesetzt wurden, weicht sowohl im Chlorophyll (infolge der Anwesenheit beider Komponenten) wie auch im Xanthophyll wesentlich ab. Die Tabelle zeigt außerdem noch, daß im Bereich von 500—450 mμ schon durch die Xanthophylle allein fast $^{9}/_{10}$ der Absorption des Gesamtextraktes erreicht werden. Bei Microcystis gilt dies sogar für Carotin, so daß die zusätzlich durch Chlorophyll a im Blau gelieferte Energie nicht mehr nennenswert ins Gewicht fällt.

c) Das Verhältnis der Farbstoffkomponenten

Bei *Microcystis* ergibt sich für a : b, da ja nur Chlorophyll a vorhanden, Q = ∞ (Tab. 8). Wenn SEYBOLD u. EGLE (1937) für *Nostoc* spec. den Wert a : b = 7,1 mitteilen, so ist zu berücksich-

Tabelle 8. Verhältnis der Pigmentkomponenten bei Cyanophyceen, Diatomeen, Phaeophyceen und Chlorophyceen

Pflanze	a : b	x : c	$\frac{a(+b)}{x+c}$
Microcystis aeruginosa	∞	3,4 (1,8)	1,5 (2,4)
Nostoc spec.	7,1 (?)	1,7	1,9
Cyclotella Meneghiniana	∞	**11,8**	3,3
marine *Diatomeen*	∞	**13,3**	4,5
Laminaria saccharina	∞	**13,8**	3,2
Ulothrix spec.	2,4	6,2	2,4

(*Nostoc* u. *Ulothrix* n. SEYBOLD u. EGLE 1937; marine *Diatomeen* n. MONTFORT 1940 a)

tigen, daß diese Forscher selbst die Möglichkeit zugeben, ihr Material sei durch Grünalgen verunreinigt gewesen. Der Quotient a : (x + c) liegt für *Microcystis* bei 1,5, stimmt also recht gut mit *Nostoc* überein; lediglich Q x : c steht mit 3,4 dem Wert 1,7 bei *Nostoc* gegenüber. (Wird die rosa Zone von *Microcystis* aus der Berechnung herausgenommen, so ergibt sich ein Quotient x : c = 1,8, freilich dann bei a : [x + c] ein solcher von 2,4; diese Werte sind der Tabelle in Klammer beigefügt.)

Dem Quotienten x : c = 3,4 bei *Microcystis* steht für *Cyclotella* ein solcher von 11,8 gegenüber, d. h. hier kommt der unterschiedliche Carotingehalt der beiden biochemischen Gegentypen zum Ausdruck. Bei etwa gleicher Menge der Polyenalkohole bedingt eben der hohe Gehalt an nichtoxydiertem Carotinoid den Unterschied im Quotient x : c. In Montforts Zahlen von *Laminaria* und marinen *Diatomeen* (aus deren Kurven die Werte errechnet wurden) reihen sich die Werte von *Cyclotella* durchaus ein, woraus sich auch hier ergibt, daß hinsichtlich ihrer Farbstoffeinrichtung Diatomeen und Phaeophyceen einander strahlungsphysikalisch sehr nahe stehen.

d) Bemerkungen über das Phycocyan als Energielieferant

Abschließend einige Worte über das Chromoproteid bei *Microcystis*, das Phycocyan. Zu der Absorption des alkohollöslichen Gesamtextraktes ist ja noch die Strahlungsenergie zu stellen, die durch diese blaue Komponente hauptsächlich im Orange-Gelbgrün geliefert wird. Fig. 16 gibt die Kurve des Phycocyans im gleichen Konzentrationsverhältnis wie die des Gesamtextraktes wieder. Es wird also in dem Bericht von 650—550 mμ eine recht beträchtliche Energie eingebracht, während dies im kurzwelligen Teil des Spektrums infolge der ohnehin sehr hohen Absorption der Carotinoide praktisch nicht mehr ins Gewicht fällt. *Microcystis* vermag die orange bis gelbgrünen Anteile des vorhandenen Lichtes wesentlich besser zu absorbieren als dies beim „Fucoxanthintypus“ der Fall ist. Ob damit die Cyanophyceen in diesem Strahlungsbereich auch tatsächlich eine erhöhte Leistung gegenüber braunen, chromoproteidfreien Algen aufweisen, ist eine andere Frage. Harders (1923) bekannte Versuche mit Cyanophyceen sowie Montforts (1934) Assimilationsversuche mit phycocyanhaltigen Rotalgen machen dies durchaus wahrscheinlich. In einem aus Sonnenlicht durch Schottfilter (OG 2 + VG 2) ausgeschnittenen Spektralbereich von 545 bis 620 mμ überflügelte phycocyanreiche *Rhodymenia palmata* bei weitem *Dictyota* und sogar auch *Cladophora rupestris* aus gleichem Lichtfeld.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Nach einer Charakterisierung des Planktons — in der Arbeit wird nur das Phytoplankton berücksichtigt — werden einige hydrochemische Faktoren vorgeführt. Der Süße See bei Halle stellt ein überaus mineralsalzreiches Gewässer dar und ist auf Grund der

hydrographischen Befunde zur Gruppe der eutrophen Seen zu stellen.

2. Die chemischen Faktoren erweisen sich im jahreszeitlichen Rhythmus als sehr konstant; zwischen der Entwicklung des Phytoplanktons und der Temperatur zeigen sich gewisse Beziehungen.

3. An Hand photometrischer Durchlässigkeitsmessungen werden die Transparenzverhältnisse des Sees gekennzeichnet und die 0,1 %-Lichttiefe für verschiedene Spektralbereiche ermittelt.

4. Zu gewissen Zeiten ist der See derartig planktonreich, daß z. B. für das Cyanophyceenmaximum die 0,1 %-Lichttiefe selbst im langwelligen Teil des Spektrums bereits bei 0,60 m erreicht wird.

5. Auf Grund von Serienmessungen der alkoholischen Gesamtextrakte des Planktons aus 1 Liter Seewasser mittels des Pulfrich-Photometers wird der jahreszeitliche Rhythmus des Chlorophyllgehaltes geprüft und als Maßstab für die Produktionskraft des Sees verwendet. Er weist deutliche Beziehungen zu den Optima und Minima der Entwicklung bestimmter Planktonten auf. Der höchste Wert wird im Spätsommer durch eine Massenproduktion der Zellkolonien der Blaualge *Microcystis aeruginosa* erreicht. Die im Spätherbst und Winter auftretende Diatomee *Cyclotella Meneghiniana* löst die Blaualge ab, erreicht jedoch z. Zt. des Maximums nicht die Produktionshöhe von *Microcystis*. Infolgedessen sinkt der Chlorophyllgehalt auf etwa ⅓ ab. Mit dem maximalen Wert in Höhe von 460 γ Chlorophyll pro Liter Seewasser kommt dem untersuchten See eine besondere Stellung hinsichtlich der Produktionskraft eines Süßwasserbeckens zu.

6. Es lassen sich deutlich drei Perioden der Planktonproduktion abgrenzen: a) Mischplankton (überwiegend Chlorophyceen, daneben Cyanophyceen und *Cyclotella*), b) Cyanophyceenplankton (fast ausschließlich *Microcystis aeruginosa*), c) Diatomeenplankton (*Cyclotella Meneghiniana*). Durch das praktisch alleinige Auftreten zur Zeit ihres Entwicklungsoptimimums bestimmen *Microcystis* bzw. *Cyclotella* fast ausschließlich die Zusammensetzung des Planktons. Daher handelt es sich bei der gefundenen Chlorophyllmenge in diesen Zeitphasen der Produktionskraft des Sees praktisch nur um Chlorophyll a. Während der Periode des Mischplanktons wird infolge der Anwesenheit von Chlorophyceen auch ein entsprechender Anteil Chlorophyll b gefunden.

7. Mittels der chromatographischen Adsorptionsanalyse wird aus dem Gesamtpigment in den verschiedenen Zeitphasen der Anteil

der einzelnen Komponenten bestimmt und mit den Ergebnissen der planktologischen Prüfung ins Verhältnis gesetzt.

8. Der III. Teil der Arbeit ist einer Analyse der Farbstoffeinrichtung der beiden Hauptproduzenten der Planktonmaxima gewidmet. Dabei wird besonderer Wert auf die Trennung und optische Charakterisierung einzelner „Xanthophyll"-Komponenten gelegt, wodurch Unsicherheiten in der Literatur bezüglich der optischen und chemischen Farbstoffausrüstung von Blaualgen einer Klärung entgegengeführt werden.

9. Der Vergleich zwischen einer marinen Braunalge (Tiefen-*Laminaria saccharina*), der Süßwasserplankton-Diatomee *Cyclotella* sowie marinen Benthos-Diatomeen aus der Solquelle von Artern erlaubt den Schluß auf eine weitgehende strahlungsphysikalische und chemische Übereinstimmung der Farbstoffeinrichtung ihrer braunen Plastiden.

10. In optischer Hinsicht fällt *Microcystis* infolge ihres ungewöhnlich hohen Anteils an Carotin aus dem Rahmen der genannten Chlorophyll a-Plastiden heraus.

11. In einer vergleichenden Übersicht wird der Anteil der einzelnen Farbstoffkomponenten an der Energielieferung des Gesamtpigmentes vorgeführt.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Professor Dr. C. MONTFORT im Botanischen Institut der Universitat Halle in den Jahren 1939/1940 angefertigt. Meinem verehrten Lehrer spreche ich auch an dieser Stelle für seine stete Unterstützung mit Rat und Tat meinen ergebensten Dank aus.

Die geplante Erweiterung der hydrographischen und biochemischen Arbeiten über das Frühjahr 1940 hinweg ist durch meine Einberufung zum Heeresdienst verhindert worden

Angeführte Literatur

1867. E ASKENASY, Beiträge zur Kenntnis des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitender Farbstoffe. Bot. Ztg. **25**, 1867 — 1911. H. BACHMANN, Das Phytoplankton des Süßwassers usw. Mitt. Naturf. Ges Luzern 1911. — 1908. L. BOCAT, Sur le pigment de l'Oscillatoria cortiana rouge. Compt rend. **64**, 1908. — 1921 a. K. BORESCH, Phycoerythrin in Cyanophyceen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **39**, 1921. — 1921 b. Ders., Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen. Biochem. Zsch. **119**, 1921 — 1914. F. V. COLDITZ, Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees usw. Zsch. wissensch. Zoologie **108**, 1914. — 1867. FR. COHN, Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen. Arch. mikrosk. Anat. **3**, 1867. — 1836. NEES V. ESENBECK, Über einen blau-roten Farbstoff usw. Ann. d. Pharmac. **17**, 1836. — 1901. F. A. FOREL, Handbuch der Seenkunde, Stuttgart 1901. — 1903. N. GAIDUKOV, Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung lebender Oscillarien. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **21**, 1903. — 1933 a F. GESSNER, Phosphat, Nitrat und Planktongehalt im Arkonabecken. Extrait Journ. cons intern pour l'exploration d. l. mer **8**, 1933. — 1933 b Ders.,

Nährstoffgehalt und Planktonproduktion in Hochmoorplänken. Arch f. Hydrobiol. **25**, 1933. — 1935. Ders., Phosphat und Nitrat als Produktionsfaktoren der Gewässer. Verh. Intern. Ver. f. theoret. u. angew. Limnologie **7**, 1935. — 1901. F. GOPPELSROEDER, Capillaranalyse. Verh. Naturf. Ges. Basel **14**, 1901 – 1923. HARDER, Über die Bedeutung von Lichtintensitat und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen. Zsch. f. Bot. **15**, 1923. — 1934. H. W. HARVEY, Measurement of Phytoplankton Population. J. Mar. Biol. Assoc. Plymouth **19**, 1934. 1867. W. HOFMEISTER, Handbuch der physiologischen Botanik I, Leipzig 1867. — 1916. I. JÖRGENSEN u. W. STILES, Carbon Assimilation. New Phytol. **15**, 1916. – 1931. H. KLUT, Untersuchung des Wassers (6 Aufl.), Berlin 1931. — 1902. F. G. KOHL, Untersuchungen über das Carotin usw., Leipzig 1902. — 1903. Ders. Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle, Jena 1903. – 1906. Ders., Die Farbstoffe der Diatomeenchromatophoren. Ber Dtsch. Bot Ges. **24**, 1906. — 1872 G. KRAUS, Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe usw. Stuttgart 1872. — 1868. G KRAUS u. A. MILLARDET, Etudes sur la matière colorante des Phycochromacées et des Diatomées. Mem. d. l soc. d. sciences nat d Strasbourg **6**, 1868. — 1939. H. KREY, Die Bestimmung des Chlorophylls in Meerwasser-Schöpfproben Extrait J cons intern. pour l'exploration d. l. mer **14**. 1939. – 1843. F. T. KÜTZING, Phycologia Generalis, Leipzig 1843. — 1844. Ders. Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen, Nordhausen 1844 — 1910. H KYLIN, Über Phycoerythrin und Phycocyan bei Ceramium rubrum. Zsch. physiol Chem. **69**, 1910. – 1912 a. Ders, Über die roten und blauen Farbstoffe der Algen. Ebenda **76**, 1912. — 1912 b. Ders., Über die Farbe der Florideen und Cyanophyceen. Svensk bot. tidskrift **6**, 1912. — 1926. Ders, Über die gelben Chromatophorenfarbstoffe der höheren Pflanzen. Zsch. physiol. Chemie **157**, 1926. – 1927. Ders, Über die karotinoiden Farbstoffe der Algen. Ebenda **166**, 1927. – 1931. Ders, Einige Bemerkungen uber Phycoerythrin und Phycocyan Ebenda **197**. 1931. – 1937 a. Ders., Anatomie der Rhodophyceen Handb Pflanzenanatom VI, Berlin 1937 – 1937 b. Ders., Über die Farbstoffe und die Farbe der Cyanophyceen. Kungl. Fysiograph. Sällskap. i Lund Förhandlingar **7**, 1937 – 1932 H. LINSER. Lichtabsorptionsmessungen an natürlichen und Gebrauchswässern Österr. Bot. Zsch. **81**, 1932. – 1933. Ders., Biochemische Untersuchung von natürlichen Gewässern Handb d. Pflanzenanalyse IV, 2, Wien 1933 — 1938 G. LOHAMMAR, Wasserchemie und höhere Vegetation Schwedischer Seen Symbolae Bot. Upsal. III, 1, Uppsala 1938. 1895. H MOLISCH, Das Phycocyan, ein kristallisierbarer Eiweißkörper. Bot Ztg. **53**, 1895. — 1905 Ders., Über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen. Ebenda **63**, 1905 — 1906. Ders, Untersuchungen über Phycocyan. Sitzungsber. Kaiserl. Akad d. Wissensch. Math.-Naturw. **115**. 1906. — 1934 C. MONTFORT, Farbe und Stoffgewinn im Meer Jahrb. f. wissensch. Bot. **79**, 1934. — 1940 a. Ders., Die Photosynthese brauner Zellen im Zusammenwirken von Chlorophyll und Carotinoiden. Zsch. Physikal. Chemie **186**, 1940. — 1940 b. C. MONTFORT u. G KÜSTERS, Saprophytismus und Photosynthese I. Bot. Arch. **40**, 1940. — 1849. C. NAGELI, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849. — 1931. E. NAUMANN, Limnologische Terminologie, Wien 1931. — 1878. H. NEBELUNG, Spektroskopische Untersuchungen der Farbstoffe einiger Süßwasseralgen. Bot. Ztg. **36**, 1878. — 1876 J REINKE, Beitrag zur Kenntnis des Phycoxanthins. Jahrb. wissensch. Bot. **10**, 1876. — 1938. G. A. RILEY. The Measurement of Phytoplankton. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u Hydrograph **36**, 1938. — 1938. F. SAUBERER, Zur Methodik der Durchsichtigkeitsmessung im

Wasser usw. Arch f. Hydrobiolog. **33**, 1938. — 1939. Ders., Beiträge zur Kenntnis des Lichtklimas einiger Alpenseen. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiolog. u. Hydrograph. **39**, 1939. — 1938. F. SAUBERER u. O. ECKEL, Zur Methodik der Strahlungsmessung unter Wasser Ebenda **37**, 1938. — 1934. A. SEYBOLD, Über die Lichtenergiebilanz submerser Wasserpflanzen usw Jahrb. wissensch. Bot. **79**, 1934. — 1937. A. SEYBOLD u. K EGLE, Lichtfeld und Blattfarbstoffe, I. Planta **26**, 1937. — 1938 a. Dies., Quantitative Untersuchungen über Chlorophyll und Carotinoide der Meeresalgen. Jahrb wissensch Bot. **86**, 1938. — 1938 b. Dies., Zur chromatographischen Methode der Blattpigmente. Planta **29**, 1938. — 1936. V. E. SHELFORD, Die Messung des Eindringens von Licht in Wasser mit photoelektrischen Zellen. Abderhaldens Handb. biolog. Arb.-Methoden, Berlin-Wien 1936 — 1873. H. C. SORBY, On comparative vegetable Chromatology (Ref. von BURGERSTEIN. Österreich Bot. Zsch. **25**, 1878). — 1935. SPOHN, Eine einfache Methode zur Trennung der Blattfarbstoffe. Planta **23**, 1935. — 1937. K. STOLL, Anleitung zur chemischen Untersuchung von Brackwässern. Prakt Anleitg. Biolog Forsch. Anst., Hiddensee 1937. — B. STRACK-WEYNAND. Die Photosynthese bei Süßwasseralgen in Abhängigkeit von der plasmatischen Lichteinstellung und vom physiolog. Zustand der Plastiden Protoplasma **30**, 1938. — 1938. H. STRAIN, Leaf Xanthophylls Carnegie Institution of Washington. 1938. — 1900. T. TAMMES, Über die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreich Flora **87**, 1900. — 1932. J. TILLMANNS, Die chemische Untersuchung von Wasser u Abwasser. 1932 — 1905. M. TSWETT, Kritische Bemerkungen zu MOLISCHs Arbeit über die Phaeophyceen-Farbstoffe. Bot. Ztg. **63**, 1905. — 1906 a Ders., Physikalisch-chemische Studien über das Chlorophyll Ber. Dtsch Bot Ges. **24**, 1906 — 1906 b. Ders., Adsorptionsanalyse und chromatographische Methode Ebenda **24**, 1906. — 1893 W. ULE, Die Mansfelder Seen usw., Eisleben 1893 — 1931. G. I WERESCAGIN und Mitarb., Methoden der hydrochemischen Analyse in der limnologischen Praxis. Arch f. Hydrobiologie **23**, 1931 — 1913 R. WILLSTATTER u A STOLL, Untersuchungen über Chlorophylle, Berlin 1913 — 1934. A. WINTERSTEIN u. K. SCHÖN. Fraktionierung und Reindarstellung organischer Substanzen usw. III. Mittlg. Zsch. physiolog. Chemie **230**, 1934. — 1934. A WINTERSTEIN u. G STEIN, Fraktionierung und Reindarstellung organischer Substanzen usw II. Mittlg. Ebenda **230**, 1934. — 1937 L. ZECHMEISTER u. CHOLNOKY, Die chromatographische Adsorptionsmethode. Wien 1937. — 1934. F. P. ZSCHEILE, An improved method for the purification of Chlorophylls a and b, . . evidence for the existence of a third component of Chlorophyll. Bot Gaz **95**, 1934

Über neue Beiträge zur Vegetationssystematik unter besonderer Berücksichtigung des floristischen Systems von Braun-Blanquet

Von Helmut Gams

Mit 5 Textfiguren

Viele Vegetationsforscher haben sich dem von J. Braun-Blanquet vor allem in seiner „Pflanzensoziologie“ 1928 und in dem seit 1933 erscheinenden „Prodromus der Pflanzengesellschaften“ niedergelegten floristischen Vegetationssystem angeschlossen und halten jede Erörterung seiner Grundlagen für unnötig; es mehren sich aber auch zweifelnde und selbst völlig ablehnende Stimmen (z. B. Tansley 1939). Nachdem ich die Entwicklung dieses Systems, das ursprünglich von den alpinen Systemen Schröters sowie seiner Schüler Brockmann und Rübel ausgegangen und dann besonders in Südfrankreich weiterentwickelt worden ist, schon in seinen ersten Anfängen miterlebt habe und im Gegensatz zu vielen seiner Anhänger auch die andern Vegetationssysteme, wie die fennoskandischen und russischen, aus langjähriger Zusammenarbeit mit den betreffenden Autoren, die sich aus meinen vor 24 Jahren verfaßten „Prinzipienfragen der Vegetationsforschung“ und vielen seitherigen Verständigungsversuchen ergeben hat, kenne, fühle ich mich verpflichtet, nochmals die Grundlagen des floristischen Systems zu erörtern. Wenn ich dabei auf manche Mängel dieses Systems und Vorzüge anderer hinweisen muß, möchte ich nicht den Eindruck erwecken, als ob ich nicht auch das viele Wertvolle, das die besprochenen Arbeiten enthalten, anerkennen würde. Das meiste davon ist jedoch mit den Methoden der alten Schröterschen und auch anderer Schulen erarbeitet und somit keineswegs der Schule von Montpellier eigentümlich.

I. Gegebenheiten und Abstraktionen

Jedes naturwissenschaftliche System, auch das taxonomische, das den trotz gegenteiligen Behauptungen im wesentlichen monophyletischen Entwicklungsgang der Lebewesen darzustellen sucht,

geht von konkreten Gegebenheiten aus, die aber nur mit Hilfe von Ordnungsbegriffen in eine übersehbare Ordnung gebracht werden können.

Selbst bloße Beschreibungen und Statistiken sind nur unter Abstraktion von vielen Gegebenheiten möglich, und auch die Abgrenzung der sippensystematischen Einheiten, die gewiß in vielen Fällen zufolge ihrer historischen Isolierung ohne Willkür den Gegebenheiten folgen kann, erfordert in zahllosen Fällen mehr oder weniger willkürliche und konventionelle Grenzziehungen. Es ist daher ein Mißverständnis, wenn H. Walter (Fortschr. d. Bot. 8 [1939] 254) folgendes von der Braunschen Vegetationssystematik glaubt: „Die Handhabung dieser Methode ist aber ebenso objektiv und mechanisch wie etwa eine chemische qualitative Analyse. Wie man bei letzterer als Ergebnis die Elemente findet, so bei ersterer die Charakterarten der Verbände, Ordnungen, Assoziationen usw." Für die Unrichtigkeit dieser Meinung bringe ich im III. Abschnitt viele Belege. Vorerst mag der Hinweis genügen, daß jede systematische Arbeit einen viel weiteren Überblick über ein viel größeres Material erfordert als eine chemische Analyse oder ein in Raum und Zeit viel enger umgrenztes physiologisches Experiment und daß erfolgreiches biozönotisches Arbeiten schon deswegen schwieriger als die meisten üblichen Laboratoriumsarbeiten ist, weil es eine viel gründlichere Beherrschung sowohl der physiographischen wie der systematischen und historischen Grundlagen erfordert und keine so weitgehende Einengung in Raum und Zeit verträgt (s. auch Meusel 1940, S. 498).

Die Vegetationssystematik erfordert noch mehr Abstraktionen als die Sippensystematik, obgleich auch sie von konkreten Gegebenheiten ausgeht, die aber in der Regel nicht scharf umgrenzte Individuen, sondern mit vielen andern verbundene „Dividuen" sind und eine in den meisten Fällen durchaus polyphyletische Mannigfaltigkeit darstellen, für die es kein natürliches, sondern nur mehr oder weniger künstliche Systeme gibt. Die gegenteilige Meinung, die auch in den Pflanzengesellschaften Organismen (Clements) oder doch Ganzheiten, Quasiorganismen (Tansley) und wenigstens völlig konkret abgrenzbare Einheiten (Du Rietz, Alechin) sieht, ist logisch unrichtig, wie u. a. Schröter, Nordhagen und der Verf. dargelegt haben (s. auch Däniker 1939).

Im übrigen sind es nach dem vielzitierten Ausspruch Epiktets, den ich meinen „Prinzipienfragen" vorangesetzt habe, auch hier nicht die Tatsachen, welche die Menschen verwirren, sondern die

Lehrmeinungen über die Tatsachen. Heute bestehen nicht nur über die konkreten Gegebenheiten keine grundsätzlich verschiedenen Auffassungen mehr, sondern auch die Untersuchungsmethoden der verschiedenen Schulen haben sich dadurch, daß die wirklich bewährten Methoden von den meisten angenommen worden sind, weitgehend angeglichen. Vor allem besteht darüber grundsätzliche Einigkeit, daß auf möglichst homogenen, scharf umgrenzten Probeflächen möglichst der gesamte Artenbestand qualitativ und auch quantitativ aufzunehmen ist.

Dieser Forderung wird aber in sehr verschiedenem Grad entsprochen. Während z. B. LORENZ 1858, KERNER 1863 und HULT 1881 schon regelmäßig auch die Moose und Flechten der von ihnen beschriebenen Pflanzengesellschaften bestimmten, wurden diese in den meisten alpinen Schulen noch um 1920 übergangen und meine 1917/18 erhobene Forderung, daß womöglich alle Lebensformen, auch die tierischen, aufzunehmen seien, wurde als revolutionär abgelehnt. BRAUN und W. KOCH führen seit 1926 die Moose und Flechten in der Regel nur unter den „Begleitern" oder höchstens „Differentialarten" auf, ähnlich TÜXEN und DIEMONT noch 1937/38 wogegen FREY seit 1921, ALLORGE seit 1922, SZAFER und seine Schüler seit 1923 auch Moose und Flechten als Charakterarten verwenden Völlig fehlen in den meisten Systemen der BRAUNschen Schule die Algen (mit wenigen Ausnahmen wie ALLORGE, MESSIKOMMER und SAUER), Pilze und Tiere, obgleich es gerade heterotrophe Lebensgemeinschaften waren, die MOEBIUS 1877 zuerst als „Biocönosen oder Lebensgemeinden" bezeichnet hat. Noch in TÜXENS System der Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands (1937) und in den Waldsystemen von KLIKA, MOOR, DIEMONT, BRAUN, SISSINGH und VLIEGER (1939), BARTSCH (1940) u. a. fehlen nicht nur alle erranten, sondern auch alle adnaten Vereine, obgleich BRAUN wenigstens theoretisch noch immer an der Unzerlegbarkeit der Waldbiozönosen festhält. Er hat aber schon 1921 dieses Dogma selbst durchbrochen, indem er seither die Vereine der Fels- und Rindenhafter als eigene, teils selbständige, teils „abhängige Assoziationen" gelten läßt. Die meisten seiner Schüler sind seiner Forderung nach vollständigen Bestandesaufnahmen noch weniger nachgekommen als er selbst. Er irrt sich auch, wenn er glaubt (Chron. bot. V, 393), ich hätte diese Forderung fallen gelassen, weil zu den aus äußeren Gründen stark gekürzten Erläuterungen zu einer meiner Vegetationskarten keine Bestandestabellen beigegeben werden konnten. Ich stelle ausdrücklich fest, daß ich in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der

nordeuropäischen Biozönotiker an die Vollständigkeit der floristischen Aufnahme höhere Anforderungen stelle als BRAUN, TÜXEN, MOOR, SCHWICKERATH u. a.

Die großen Meinungsverschiedenheiten zwischen den einzelnen Schulen beginnen heute erst bei der zur Bildung und Anordnung der höheren Einheiten unumgänglich notwendigen Abstraktion, d. h. bei der Bewertung der Merkmale.

II. Die Bewertung der Gesellschaftsmerkmale

Zur Einteilung der Vegetation können physiographische (Standort, d. h. Boden und Klima), physiognomische (herrschende Wuchs- oder Lebensformen) und floristisch-faunistische Merkmale (Artenbestand) verwendet werden. Jede der 3 Gruppen kann für bestimmte Zwecke den Vorzug verdienen, aber darüber sind heute die führenden Vertreter der meisten Schulen einig, daß eine Systematik nach allen zugleich nicht möglich ist und daß die elementaren Einheiten durch den Artenbestand zu bestimmen sind. Diese floristische Systematik ist gar nicht neu (vgl. z. B. FLOERKE 1800, HEER 1835, LORENZ 1858, KERNER 1863, HULT 1881, DRUDE 1888, STEBLER und SCHROETER 1892, GRADMANN 1900, BROCKMANN 1907, RUEBEL 1912 und viele andere). Von den 5 letztgenannten hat sie auch J. BRAUN übernommen, zugleich den von BROCKMANN schärfer gefaßten, aber auch schon früher z. B. von HOECK und GRADMANN gebrauchten Begriff der „Charakterarten".

Neu an BRAUNS System ist nur, daß er die rein floristische Umgrenzung auch für höhere und höchste Einheiten durchführen zu können glaubt und damit die „Bestandestreue" oder, wie er sie seit 1918 nennt, „Gesellschaftstreue" für das erste und wichtigste Merkmal erklärt hat. Seit 1925, in welchem Jahr er für die höchsten Einheiten eine Anordnung nach der „soziologischen Progression" empfahl, d. h. im wesentlichen eine physiognomische nach den herrschenden Lebensformen, wie sie seit HUMBOLDT üblich ist und auch ich sie vertrete, rückt er jedoch von dieser Überschätzung der Bestandestreue, die von der großen Mehrzahl der nordeuropäischen, aber auch mehreren alpinen Forschern entschieden abgelehnt worden ist, immer mehr ab, wenn er auch immer noch die Ordnungen (nach einem Vorschlag W. KOCHS von 1926 mit der Endung -etalia) und teilweise auch die Klassen (1934—38 -etales, 1939 nach KOCHS Vorschlag -etea) nach einzelnen Arten oder wenigstens Gattungen bezeichnet. Immer mehr frühere „Assoziationscharakterarten" werden zu „Verbands- und Ordnungscharakterarten", „transgressiven

Charakterarten" und (wieder nach Kochs Vorschlag von 1926) bloßen „Differentialarten", womit die Treue, die schon in der 2. Auflage des „Vocabulaire de Sociologie végétale" (1925) erst an 2. Stelle der synthetischen Merkmale hinter der Präsenz (Gesellschaftsstetigkeit) steht, immer mehr an Wertschätzung verliert. In der 1. Lief. des Prodromus (1933) gibt Braun zu, daß eine in einem bestimmten Gebiet für eine Gesellschaft charakteristische Art in einem andern für eine andere ebenso charakteristisch sein kann. In der 3. Lief. (1936) wird eine ganze Klasse (Rudereto-Secalinetales) mehr ökologisch als floristisch charakterisiert. In der 4. (1937) erklärt Braun, „daß die Charakterarten einer Assoziation bei gleichzeitigem (aber spärlichem) Vorkommen in anderen Assoziationen des Verbandes dort unter den Verbandscharakterarten aufgeführt sind und dann als übergreifende Charakterarten bezeichnet werden können ... andererseits erscheinen Charakterarten, die verschiedenen Assoziationen, deren Verbreitungsareale sich nicht überschneiden, gemeinsam sind, in jeder dieser Gesellschaften als regionale Assoziationscharakterarten". In der 5. (1939) gibt er bereits zu, „daß die Assoziationen weniger durch absolute Charakterarten als vielmehr durch regionale und selbst mehr oder weniger lokale Charakterarten individualisiert sind. Verbands- und Ordnungscharakterarten haben dagegen viel allgemeinere Geltung und treten bestimmend nur dann in anderen Verbänden und Ordnungen auf, wenn sie über zwei oder mehrere große Vegetationskreise . . verbreitet sind". In der 6. (1939) werden bereits eine ganze Reihe von „Assoziationen" ausschließlich durch Verbands- und Ordnungscharakterarten charakterisiert, wie es auch in Tüxens System (1937) der Fall ist, das sich von den früheren der Braunschen Schule grundsätzlich dadurch unterscheidet, daß darin auch die für den Gesellschaftshaushalt und damit für die angewandte Biozönotik so wichtigen Mengenverhältnisses stärkere Beachtung finden, indem nach ihnen „Varianten, Subvarianten und Fazies" unterschieden werden, die im wesentlichen gar nichts anderes sind als die Soziationen der nordisch-alpinen Schule. So haben auch Nordhagen (1936—40) und Kalliola (1939) den Versuch gemacht, ihre auf Konstanz (gleich Präsenz) und Dominanz begründeten Soziationen zu floristisch gefaßten Verbänden und Ordnungen zusammenzufassen. Ob damit ein Fortschritt gegenüber den früheren Konsoziationssystemen erzielt ist, lasse ich vorerst dahingestellt und verweise einstweilen auf Schwickerath (1940 S. 239), nach welchem der auch von ihm vertretene Braunsche Assoziationsbegriff „steht und fällt mit Wert und

Inhalt des Begriffs der Charakterarten. Man kann sich nun des Eindrucks nicht erwehren, daß entgegengesetzt der früheren Neigung neuerdings das Streben besteht, eine möglichst reiche Zahl von Grundeinheiten, die als Assoziationen gewertet werden, zu bilden. Dabei hat tatsächlich der Begriff der Charakterarten stark gelitten. Vielfach mißt man ihm nur jeweilig lokale Bedeutung zu und überträgt die Rolle der Charakterarten auf die Verbandscharakterarten." Auf Schwickeraths weiteren Versuch, diese Erschütterung des Charakterartenbegriffs als ein bloßes „Scheinproblem" hinzustellen und den Gegensatz zwischen der westlichen und der nordisch-alpinen Schule auf einen solchen zwischen „Klassikern und Realisten" einerseits, „Empirikern und Experimentatoren" andererseits zurückzuführen, brauche ich nicht einzutreten

Allen Versuchen, auch die höheren Vegetationseinheiten rein floristisch zu fassen, haften notwendigerweise folgende Mängel an:

1. Die ökologischen und historischen und als deren Resultante die floristischen Beziehungen sind in den meisten Fällen mehrdimensional, wofür auch die Arbeiten Brauns, obgleich er es bestreitet (Chron. bot. 1939), und seiner Schüler zahlreiche Beispiele enthalten, von denen ich im folgenden nur einige herausgreife. Bei einer wirklich objektiven Erfassung der floristischen Affinitäten etwa nach dem von Kulczynski (1928) ausgearbeiteten Verfahren, ergibt sich notwendigerweise, wie auch z. B. Tüxen zugibt, ein mehrdimensionales Netz von Verwandtschaften entsprechend den sich in mehreren von einander unabhängigen Richtungen verändernden ökologischen Faktoren. Dieses Netzwerk kann nur dadurch in lineare, hierarchische Form gepreßt werden, daß ganz willkürlich nur einzelne Reihen verknüpfende Arten als Verbands- und Ordnungscharakterarten herausgegriffen und die für die übrigen Verbindungen ebenso bezeichnenden zu „Differentialarten" erklärt werden. Einen objektiven Unterschied zwischen Charakter- und Differentialarten gibt es nämlich nicht! Wie aber schon 1909 Gradmann klar ausgeführt hat, ist es viel richtiger „statt sich von vornherein auf eine bestimmte Einteilung festzulegen und die Einzelformationen in ein Prokrustesbett zu spannen ... ganz unbekümmert um eine künftige Einteilung zunächst einmal die einzelnen Formationen" so natürlich wie möglich zu umgrenzen und schließlich „zu einem Gesamtgebäude zusammenzufügen". Mehrdimensionale Beziehungen sollen

also auch so weit als möglich mehrdimensional, d. h. in Form auf zwei Dimensionen projizierter ökologisch-floristischer Reihen dargestellt werden, wie solche schon längst in den fennoskandischen (z. B. bei NILSSON, TH. FRIES, CAJANDER u. a.) und russischen Schulen (z. B. bei KELLER, SUKATSCHEW, SAMBUK, KATZ, SINSKAJA) üblich sind (s. Fig. 4 u. 5).

2. BRAUN selbst hat in mehreren Arbeiten 1916—23 wertvolle Beiträge zur Arealkunde und Florengeschichte geliefert und dabei in Fortführung derjenigen ENGLERS, FLAHAULTS u. a. eine arealkundliche Einteilung Europas gegeben, die u. a. in DE MARTONNES Lehrbuch der Geographie Eingang gefunden hat. Die selbstverständliche Tatsache, daß das Areal und die Geschichte jeder Gesellschaft aus denen ihrer Bestandteile resultiert und daher vor allem die Areale der einzelnen Arten festgestellt werden müssen, ist aber seither weder von BRAUN selbst, noch erst recht von der Mehrzahl seiner Schüler genügend beachtet worden. Im Prodromus, bei AICHINGER, KLIKA, MOOR, TÜXEN und vielen andern fehlen Hinweise auf die Areale der einzelnen Arten und erst recht Arealkarten so gut wie ganz. Wie wichtig, ja unentbehrlich solche für das Verständnis der ökologisch-floristischen Verwandtschaften und damit auch für die Vegetationssystematik sind, haben u. a STERNER 1922, KULCZYNSKI 1924, KOZLOWSKA 1931, GROSS-CAMERER 1931, SEGERSTAD 1935, E. SCHMID 1936, LIPPMAA 1938 und besonders MEUSEL 1939—40 gezeigt, der bisher am folgerichtigsten die Arealtypenspektren für die Vegetationssystematik ausgewertet hat (s. auch BOCHER 1940). Erst durch solche Arbeiten erhält die „floristische Systematik" eine wissenschaftlich einwandfreie Grundlage, und es wird eine Hauptaufgabe der folgenden Untersuchung sein zu zeigen, welch große Fehler sich in die westliche „Soziologie" infolge dieser Vernachlässigung der chorologischen und historischen Tatsachen eingeschlichen haben.

3. Die Notwendigkeit, zur Bildung der höheren Vegetationseinheiten vom Artbestand zu abstrahieren, wie es die älteren Formationssysteme und auch die neueren physiognomischen Systeme bewußt getan haben, besteht auch weiterhin, auch wenn die physiognomischen Vegetationstypen, die noch in BRAUNS Hauptgliederung von 1928 (S. 317) unverhüllt als solche erscheinen, seither eine „floristische Tarnung" erhalten haben, die keinerlei wissenschaftlichen Fortschritt bedeutet, sondern nur dazu dient, die unabweislich gewordene Durchbrechung des Einteilungsprinzips zu maskieren. Die Beschränkung auf einzelne Vegetationskreise, wie

den mediterranen und eurosibirischen, ermöglicht wohl in vielen Fällen eine gewisse Vereinfachung des Systems durch Ausschaltung vieler über die Kreisgrenzen reichender Beziehungen und gibt in manchen Fällen der Benennung auch höherer Einheiten nach einzelnen Arten oder Gattungen eine gewisse Berechtigung, erschwert aber auch wie alle derartigen Grenzziehungen ganz unnötig die Erfassung der tatsächlichen räumlichen und zeitlichen Zusammenhänge, nicht zuletzt auch ihre kartographische Darstellung.

4. Eine der letzten Aufgaben aller Vegetationssystematik wird schließlich immer die schon von Schimper, Warming und Drude angestrebte Herausarbeitung der Isözieen und Isozönosen (Formationsgruppen der älteren Systeme), d. h. der ökologisch und physiognomisch, nicht aber floristisch homologen Einheiten verschiedener Florengebiete bleiben. Solche Aufgaben stellen sich schon bei jeder Vergleichung der Vegetation verschiedener Gebirge Europas, müssen aber bei rein floristischer Systematik ungelöst bleiben, wofür ich im 5. und 6. Abschnitt des folgenden Kapitels Beispiele gebe, wogegen die Vergleichung der ökologischen Reihen verschiedener Gebiete meist leicht die homologen Glieder erkennen läßt (s. Fig. 3).

Vor allem ist auch ein wirkliches Eindringen in die Ökologie einer Gesellschaft ohne Untersuchung der einzelnen Arten und der ökologisch enger verbundenen Artgruppen, die wir heute Vereine oder Sozietäten nennen und einerseits nach ihrer Verwandtschaft zu Unionen und Bünden (Föderationen), andererseits zu ökologischen Reihen und Isözieen vereinigen, überhaupt nicht möglich (s. z. B. Ellenberg und Lindquist). Der Verzicht auf die Zerlegung der zusammengesetzten Biozönosen in diese Elemente, wie er von vielen dogmatischen „Soziologen" immer noch gefordert wird, macht sowohl ein tieferes Eindringen in den Gesamthaushalt, wie auch die große Vereinfachung des Gesamtsystems unmöglich, welchen die nordisch-alpine Schule durch diesen einfachen, schon von Lorenz und Kerner angewandten Kunstgriff ermöglicht hat.

III. Kritisches zu den 6 ersten Lieferungen des Prodromus und weiteren Arbeiten der Braun-Blanquetschen Schule

Bei den folgenden Ausführungen kann ich mich auf die wurzelnde Land- und Süßwasservegetation Eurasiens und des Mittel-

meergebiets beschränken, denn was bisher an Versuchen der westlichen Schule zu einer Systematik erranter Algenvereine (z. B. Allorge und Messikommer) und epipetrischer und epixyler Flechten- und Moosvereine (z. B. Allorge, Frey, Motyka, Ochsner) vorliegt, unterscheidet sich nicht grundsätzlich von den ähnlichen Versuchen anderer Schulen. Sauers Zusammenfassung der verschiedensten planktischen und nereidischen Algenvereine zu einer Klasse „Algetalia" ist ein zu offenkundiger Rückschritt gegenüber den Gliederungen Schimpers, Warmings und Schröters, als daß es sich lohnen würde, darauf einzugehen. Brauns Behauptung (Prodr. 6), „daß die außereuropäischen Gebiete nur höchst dürftige Beiträge zu den von uns verfolgten Problemen liefern", ist zwar angesichts der vielen russischen und amerikanischen Arbeiten eine grobe Überheblichkeit, enthebt aber auch die Kritik des Prodromus der Notwendigkeit, wesentlich über den dort gezogenen Rahmen hinauszugehen. Zur Klarlegung der grundsätzlichen Schwächen dieses Systems müssen auch nicht alle von ihm bisher erfaßten Gesellschaften durchbesprochen werden. Nachdem sich Brauns Hauptgliederung von 1925—28 im wesentlichen mit der von mir 1918—27 aufgestellten deckt, der sich auch Rübel 1930—36 teilweise angeschlossen hat, kann ich auch hier dieselbe Reihenfolge beibehalten, begnüge mich aber mit den 6 wenigstens teilweise vom Prodr. erfaßten Hauptgruppen.

1. Hydrophytia und Amphiphytia

Die meisten neueren Gliederungsversuche aus Mitteleuropa, wie diejenigen Libberts (1930—40), Uhligs und Kastners (1931—38), Jons' (1934), Zobrists (1935), Sauers (1937) und Rolls (1938) folgen der von Schröters und Brauns Schüler W. Koch 1926 vorgeschlagenen Einteilung. Er gliedert die Limnophyten- und Amphiphytenvereine in das Potamion eurosibiricum (Potametalia), Litorellion uniflorae (Litorelletalia) und Nanocyperion flavescentis, das er mit dem ruderalen Polygono-Chenopodion polyspermi mit guten Gründen zu den „Nanocypereto-Polygonetalia" vereinigt, wogegen M. Moor 1936/37 das Nanocyperion mit dem von Allorge 1922 beschriebenen Cicendietum und dem von Braun 1931—36 aufgestellten Isoetion mediterraneum zur Ordnung „Isoetetalia Br.-Bl. 1931" vereinigt. Sauer trennt von den Potametalia die Charetalia ab, wie es ähnlich schon z. B. Schröter 1902 und Magnin 1904 getan haben.

Während gegen das Hydrophytiensystem Kochs, das eine logische, wenn auch nomenklatorisch wenig glückliche Weiterent-

wicklung desjenigen Warmings und Schröters ist, wenig einzuwenden ist, abgesehen davon, daß die Zahl seiner in einem glazial stark verarmten Gebiet gewonnenen Assoziationen der tatsächlichen Mannigfaltigkeit nicht gerecht wird, indem fast jede Art eigene, oft andere durchsetzende Vereine zu bilden vermag, wie besonders überzeugend Vaarama 1938 und Du Rietz 1939 dargelegt haben, sind gegen die „Isoetetalia“ im Sinne Moors die schwersten Bedenken geltend zu machen. Sie sind ein Musterbeispiel für die Folgen der Außerachtlassung der Lebensformen, der Areale und der Entwicklungsgeschichte. Auf Grund gemeinsamen Vorkommens einzelner, vorwiegend therophytischer, zumeist als Ornithochoren weitverbreiteter Arten werden das amphiphytische und, wie Koch 1934 gezeigt hat, dem Litorellion nahe verwandte Eleocharetum ovatae mit dem segetalen Centunculo-Anthocerotetum und 3 halbruderalen Assoziationen zu einem angeblich rein mittel- und westeuropäischen Verband Nanocyperion flavescentis und mit dem als rein westmediterran hingestellten Isoetion zu der Ordnung Isoetetalia vereinigt.

Als für die ganze Ordnung charakteristisch werden 7 Phanerogamen und 2 Lebermoose, sowie 9 weitere Phanerogamen als regionale Assoziationscharakterarten, als Verbandscharakterarten des Nanocyperion 12 Phanerogamen, 3 Moose und 2 Algen, als solche des Isoetion 6 Phanerogamen und 2 Lebermoose bezeichnet. Es muß zunächst befremden, daß weder *Cyperus flavescens* noch *Isoetes*-Arten unter den Verbands- und Ordnungscharakterarten erscheinen, somit schon die Namengebung verfehlt ist. Wie steht es nun mit den angeblichen Ordnungs- und Verbandscharakterarten? Unter jenen sind z. B. die holarktisch verbreiteten, stellenweise bis über die arktische und alpine Waldgrenze verbreiteten *Juncus bufonius*, *Riccia sorocarpa* und *bifurca* und die zwar weniger eurythermen, aber fast kosmopolitischen *Myosurus minimus*, *Lythrum hyssopifolium* und *Mentha pulegium*, die ebenso wie *Juncus bufonius* auch z. B. in der aralokaspischen Halbwüste und in der pannonischen Pußta auf Solonetzböden weitverbreitet sind (s. z. B. die Aufnahmen von B. Keller und mir 1933/36, Topa 1939 u. a.). Ähnliches gilt auch von den angeblich für das Nanocyperion charakteristischen *Potentilla supina*, *Limosella aquatica*, *Riccia glauca* und *Archidium phascoides*. So hat Grossheim 1929 aus Schirwan in Transkaukasien ein „Microcyperetum“ mit *Cyperus fuscus*, *glomeratus* und *pygmaeus*, *Potentilla supina* und dem endemischen *Torulinium caucasicum* beschrieben. Dafür fehlen bei Moor so cha-

rakteristische Arten wie *Coleanthus subtilis* und *Carex cyperoides* (s. z. B. Kästner, Flössner und Uhlig 1931 S. 14). Für die Kenntnis der tatsächlichen Verbreitung dieser Gesellschaften sind die Punktkarten, wie sie z. B. H. av Segerstad, H. Czeczott und G. Samuelsson und viele andere für einzelne Arten gegeben haben (auch die von mir schon 1921 für *Eleocharis atropurp.**und *Colanthus* veröffentlichten kennt Moor nicht) eine unvergleichlich festere Grundlage als die von Moor 1936 für das Nanocyperion und Isoetion und von Roll 1939 für das Phalaridetum entworfenen Karten.

Durch Arten wie *Polygonum hydropiper, Bidens tripartitus, Gnaphalium uliginosum* u. a. ergibt sich ganz klar die von Koch betonte Beziehung zum Bidentetum, durch *Agrostis alba-prorepens*, die nach Moor eine Fazies des Centunculo-Anthocerotetum beherrscht, *Eleocharis acicularis* u. a. eine solche zum Litorellion, durch *Montia* und mehrere Moose aber auch eine solche zu den „Montio-Cardaminetalia“, denen besonders die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Ass. nahesteht (s. Libbert 1932, Nordhagen 1936 S. 28). Gewiß bestehen auch die von Moor herausgegriffenen Beziehungen zum amphibischen Isoetion, das ich zur besseren Unterscheidung vom Isoeto-Litorellion Marsileo-Isoetion nenne, aber fast ebenso starke selbst zu Steppen- und Halbwüstengesellschaften, in denen z. B. *Myosurus* und vor allem mehrere der sowohl für das Nanocyperion wie für das Isoetion angeblich charakteristischen *Riccia*-Arten weit verbreitet sind. Die angeblich für das amphibische Isoetion charakteristische *Riccia Bischoffii* hat, wie K. Müller, Suza, Meusel und ich (1916, 1927, 1938) wiederholt gezeigt haben, ihr ökologisches Optimum in Festuceta vallesiacae und ähnlichen Felsenheiden. Selbst die häufiger auch amphibisch lebende und bisher für westmediterran gehaltene *R. Gougetiana* habe ich in der Walliser und Ukrainer Felsensteppe (an Granitfelsen beim Dnjeprostroi, det. K. Müller) entdeckt, die ebenfalls von Moor als für das Isoetion charakteristisch angeführte *R. lamellosa* sogar in der Halbwüste nördlich des Eltonsees (ebenfalls von K. Müller bestimmt)! Den Riccieta kommt nicht nur größere Selbständigkeit zu, als ihnen die Braunsche Schule zubilligt, sondern innerhalb der hier besprochenen Reihen eine zentrale Stellung (Fig. 1).

Braun und Moor heben mit Recht die Häufung phylogenetisch alter, heute sehr disjunkt verbreiteter Arten im Isoetion hervor. Viele von ihnen, wie die Vertreter von *Archidium, Isoetes, Pilularia, Marsilea, Damasonium, Montia* und *Elatine* beweisen nicht nur das hohe Alter des „Marsileo-Isoetion“, sondern auch die enge Ver-

wandtschaft zum ebenso altertümlichen „Isoeto-Litorellion“, die enger ist als die zu den viel jüngeren Segetal- und Ruderalvereinen. In den hier auszugsweise wiedergegebenen linearen Systemen wird diese klare Beziehung ganz unnatürlich zerrissen:

	W. Koch 1926/28	M. Moor 1936/37	Kästner, Flössner u. Uhlig 1931—38	Tüxen 1937
Nanocyperion	Eleocharetum ovato-atropurpureae	Eleocharetum ovatae	Eleocharetum ovatae	Eleocharetum ovatae
	Centunculo-Anthocerotetum	Centunculo-Anthocerotetum		Centunculo-Anthocerotetum
		Cicendietum filif		Cicendietum filif.
	Cyperetum flavescentis	Cyperetum flavescentis		Cyperetum flavescentis
	Isolepis- Stell. ulig.-Ass	Isolepis- Stell ulig.-Ass.		Isolepis- Stell ulig -Ass
	Bidentetum tripartiti	Isoetion		(Rudereto-Secalinetales)
		Preslion cervinae		
Litorellion	Eleocharetum acicularis			Eleocharetum acicularis
				Isoeteto-Lobelietum
	Isoetetum echinospori			Sparg angustif.-Sphagn obesum-Ass.
				Eleocharetum multicaulis
				Sparg. min.-Utricul intermedia-Ass
	Potamion eurosibiricum		Potamion eurosibiricum	Potametalia
	Phragmition u. and Moorgesellschaften		Phragmitetalia	Phragmitetalia
	Cratoneurion			
Cardamineto-Montion	Cardaminetum amarae		Cardaminetum amarae	Cardaminetum amarae subatlanticum
	Bryetum Schleicheri		Bryetum Schleicheri	

Tüxen stellt die Rudereto-Secalinetales vor die Isoetetalia und zwischen das Litorellion und Cardamineto-Montion noch das Adenostylion. Diesen linear-hierarchischen Systemen stelle ich ein mehrdimensionales System in zweidimensionaler Projektion gegenüber, wobei mindestens Hygrophilie, Acidität und Düngerliebe verschiedene Dimensionen bestimmen:

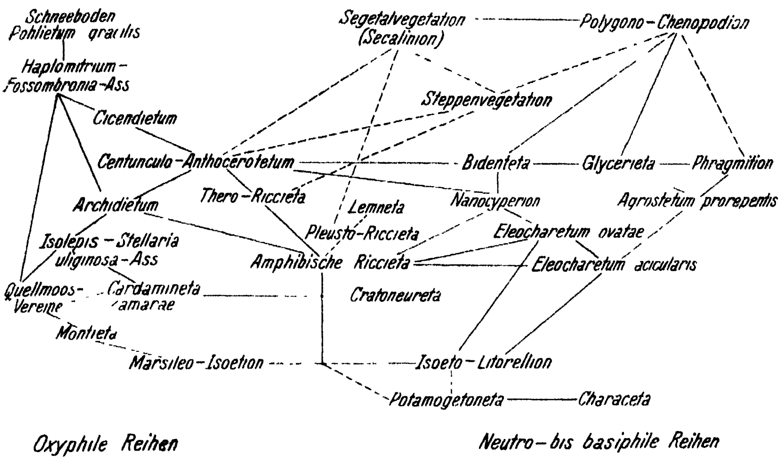


Fig. 1. Floristische und ökologische Reihen einiger Hydrophytia und Amphiphytia

Die zunehmende Düngerliebe oder Trivialisierung ist in den meisten Fällen mit Verkürzung der Lebensdauer verbunden (s. Nordhagen 1940). Die Therophyten leiten sich ja durchwegs von Perennen ab. Eine weitere Reihe führt von amphibischen Moosen (*Riccia*, *Calliergon*, *Drepanocladus* u. a.) und Gefäßpflanzen (Farne, *Utricularia*) zu pleustischen, wie ja auch die Lemnaceen jedenfalls von amphibischen und nicht von limnophytischen Araceen abstammen. Die Einreihung des Lemnetum bei den Potamogetoneta (Sauer) ist daher noch weniger begründet als die der *Sparganium minimum-Utricularia intermedia*-Ass. beim Litorellion (Tüxen).

Besonders hervorheben möchte ich schließlich die von mir auch schon mehrmals (1927) behandelten Beziehungen zwischen Amphiphyten- und Schneebodenvereinen. Eine ganz klare, vor allem durch viele Lebermoose belegte Reihe führt vom Cicendietum und Archidietum über die von Koppe 1932 ausführlich beschriebene, aber anscheinend Moor, Libbert und Tüxen unbekannte *Haplomitrium-Fossombronia incurva*-Ass., die durch Arten wie *Mniobryum albicans* auch mit den Quellmoosvereinen verbunden wird, zum Pohlietum gracilis der arktisch-alpinen Schneeböden (s. Frey 1922).

2. Ruderal- und Segetalgesellschaften

Zu dem Gliederungsversuch der „Rudereto-Secalinetales“ im Prodr. 3 von Braun und seinen 3 Mitarbeitern ist zunächst zu bemerken, daß es unnatürlich ist, einen solchen auf das Mediterrangebiet zu beschränken, aus dem gewiß viele der behandelten Arten

stammen, während viele andere irano-turanischer und sudanischer Herkunft sind. Gleich den Getreidearten sind auch viele Unkräuter urspünglich Steppenpflanzen und ihre Vereine daher nur als Abkömmlinge der Steppen-Xerogeophytien zu verstehen. Andere leiten sich, wie ich vorstehend gezeigt habe, von Amphiphytien und wieder andere von mesophilen Waldpflanzen ab. Das von Braun 1930 aufgestellte Atropion (die schon oft behandelte „Schlagflora"), das Tüxen zu seinen „Chenopodietalia medioeuropaea" stellt und dessen meiste Arten übrigens nicht mitteleuropäischer, sondern eurosibirischer Herkunft und alte Wildlägerpflanzen sind, hat nur sehr wenig mit dem „Secalinion" gemein. Die ganze Klasse ist somit nicht nur eine der jüngeren, sondern auch eine der am meisten polyphyletischen und verdient daher keineswegs die ihr z. B. von Tüxen und Bartsch angewiesene Stellung am Anfang des Systems.

Im übrigen stelle ich hier nur noch fest, daß mehrere der von Braun und Tüxen angeblich „neu aufgestellten" Gesellschaften schon viel früher beschrieben worden sind, z. B. die *Scleranthus annuus*-Ass. von Gradmann 1900 (s. auch seine 3. Aufl. 1936 S. 229, ferner Büchli 1936 und besonders die zahlreichen Arbeiten Malzews, s. auch N. Komarov in Vegetatio URSS. **2**, 1940).

3. Sand- und Salz-Vegetation

Die sowohl in den Binnenwüsten wie an den Küsten oft benachbarten und darum auch durch Übergänge verbundenen Psammophyten- und Halophyten-Gesellschaften gliedern Braun (1930 u. Prodr. **1**, 1933), Horvatić (1930—39), Tüxen (1937) u. a. in die Ordnungen Ammophiletalia (Stranddünen), Corynephoretalia (Sandheiden), Juncetalia maritimi (Salzwiesen) und Salicornietalia (vorwiegend sukkulente Halophytien). Während Braun und de Leeuw 1936 die Salicornietalia und Juncetalia wiederum als Puccinellio-Salicornietalia vereinigen, was gewiß berechtigt ist, trennt Molinier 1934 von ihnen die Crithmo-Staticetalia (Crithmion Pavillard 1928, Staticion galloprovincialis Braun 1930, Staticion dalmaticum Horvatić 1933) und Topa 1939 die Halostachyetalia (aralokaspische Salsoleenvereine) ab.

Zunächst ist zu bemerken, daß einerseits die Ammophiletalia und Corynephoretalia (bei Tüxen durch die Potametalia und Phragmitetalia getrennt!), andrerseits die Halophytenordnungen unter sich eng verwandt sind. Beide Gruppen sind gewiß im Mittelmeergebiet reicher vertreten als an den nordeuropäischen Küsten,

von denen besonders WARMING (schon 1895, besonders 1906—09), MASSART und SALISBURY viele hierhergehörige Assoziationen beschrieben haben, ja selbst durch endemische Klassen, wie das Crithmo-Staticion, aber noch reicher sind sowohl die Psammophytien wie die Halophytien im aralokaspischen Gebiet. Ihre Entwicklung hat sich, wie ILJIN 1937 überzeugend dargelegt hat, am Ufer der von diesem bis Gibraltar reichenden Tethys vollzogen. Viele Arten sind dem aralokaspischen, euxinisch-orientalischen, westmediterranen und selbst dem atlantischen Gebiet gemeinsam, andere durch Vikaristen vertreten. Die Beschränkung auf ein zu kleines Gebiet hemmt auch hier die Erfassung der großen Zusammenhänge, der Isözieen und Isozönosen. Regionale und selbst lokale Fazies im ganzen Tethysbereich vertretener Isozönosen werden ganz unnötigerweise zu eigenen Klassen gemacht. Vor allem werden die Verhältnisse im euxinisch-orientalischen bzw. pontisch-pannonischen Gebiet (KOTOV, BILYK, TOPA, RAPAICS, SÓO u. a.) und im aralokaspischen (KELLER, GROSSHEIM, ILJIN, PROSOROVSKY) viel zu wenig beachtet. Von vielen dort reich gegliederten Gattungen (wie *Salsola, Salicornia, Suaeda, Atriplex, Puccinellia*) haben nur wenige Vertreter das westliche Mittelmeer und noch weniger die nordeuropäischen Küsten erreicht (s. NORDHAGEN 1940). In vielen Fällen sind es abgeleitete Therophyten (Thero-Salicornion BRAUN 1930) und Polyploide, die z. B. bei den rumänischen Halophyten nur $^1/_4$, bei den norddeutschen dagegen $^3/_4$ aller Arten ausmachen (nach TISCHLER, WULFF und TARNAVASCHI). Während z. B. *Puccinellia distans, Camphorosma monspeliacum* und *Artemisia vallesiaca* in Südwesteuropa isoliert dastehen und ihre Namen bloßem Zufall verdanken, befinden sie sich im aralo-kaspischen Gebiet in auch ökologisch reichgegliederten Formenschwärmen, an denen vor allem B. KELLER (z. B. in seiner „Präliminaranalyse“ 1925) die Bedeutung der ökologischen Reihen klar herausgearbeitet hat. Wie sehr BRAUN und seine Schüler diese verkennen, zeigt besonders die Anordnung in TÜXENS System: Ammophiletalia, Rudereto-Secalinetales, Isoetetalia, Montio-Cardaminetalia, Calamagrostidetalia villosae, Litorelletalia, Salicornietalia, Potametalia, Phragmitetalia, Corynephoretalia, Scheuchzerieto-Caricetales fuscae, Juncetalia maritimi. Eine Vergleichung dieser Anordnung mit den Reihen KELLERS SCHENNIKOWS, BILYKS usw. zeigt deren große Überlegenheit. Das Armerion maritimae, das unzweifelhaft mit dem (allerdings mit ?) zu den „Caricetalia curvulae“ gestellten Armerietum Halleri und

den Corynephoretalia nahe verwandt ist (s. Paffen 1940, S. 92 und Meusel 1940, S. 363) und so gut wie keine aralokaspischen Beziehungen hat, erhält bei Tüxen im bis Mittelasien verbreiteten Juncion maritimi einen ganz unnatürlichen Partner, wie denn dieses ganze System auf die Arealbeziehungen keinerlei Rücksicht nimmt.

4. Felsspaltenvegetation

Der langsamen Verarmung von Osten nach Westen in der vorigen Gruppe steht bei den Chasmophytien eine außerordentlich rasche von Süden nach Norden gegenüber. Sie ist so groß, daß den vielen Spaltenvereinen, die seit über 80 Jahren aus den Alpen beschrieben worden sind, nur ganz wenige aus den Karpaten, herzynischen und kaledonischen Gebirgen gegenüberstehen. Es ist also in diesem Fall durchaus berechtigt für eine allgemeingiltige Gliederung, wie sie H. Meier und Braun in Prodr. **2**, 1934 versucht haben, von den Alpen auszugehen. Brauns Untersuchungen über alpine und südfranzösische Chasmophytien (1913—26) behalten ihren großen Wert, auch wenn sich seine Gliederung nicht halten läßt. Während er 1926 alle alpinen Chasmophytien in eine einzige Ordnung Potentilletalia caulescentis mit nur 2 Verbänden (Androsacion helveticae und multiflorae) und je 2 Ass. zusammenfaßte, denen sich noch die beiden von ihm 1915 aus den Cevennen beschriebenen Ass. anschließen, unterscheidet er 1934 zusammen mit seinem Schüler H. Meier innerhalb der nunmehr in Anlehnung an einen Vorschlag von mir „Asplenietales rupestres“ genannten Klasse folgende Ordnungen und Verbände.

A. Die kalksteten Potentilletalia caulescentis mit dem Potentillion caulescentis (13 Ass., wovon aber nur 8 mit *Potentilla caulescens*, 1 mit *P. Clusiana*, aber 10 mit *Asplenium ruta-muraria*, 5 mit *A. trichomanes*, 4 mit *Ceterach*, 2 mit *A. viride*), dem 1931 von Horvat abgetrennten Micromerion croaticae (4 Ass., alle mit *A. ruta-muraria*, aber nur 2 mit *Micromeria*, 1 mit *Pot. Clusiana*) und dem rein pyrenäischen Saxifragion mediae (4 Ass., je 3 mit *Saxifraga media* und *A. ruta-muraria*, 2 mit *Pot. caulescens*) und dem Drabeion hispanicae aus dem Atlas und Südspanien (3 Ass., 2 mit *Draba hispanica*, 1 mit *Aspl. viride*).

B. Die westmediterranen Asplenietalia glandulosi mit dem Asplenion glandulosi (3 Ass., nur 1 mit *A. glandulosum*, aber je 2 mit *A. ruta-muraria*, *trichomanes* und *Ceterach*) und Poterion ancistroidis aus dem Atlas und Südspanien (7 Ass., je 3 mit *Poterium* und *Ceterach*, 2 mit *A. glandulosum* und *trichomanes*).

C. Die kalkmeidenden Androsacetalia multiflorae mit dem Androsacion multiflorae (7 Ass., alle mit *Aspl. septentrionale*, 5 mit *A. trichomanes*, aber nur 4 mit *Androsace multiflora*) und dem submediterranen Asarinion rupestre (2 Ass., beide mit *A. septentrionale* und *trichomanes*, nur 1 mit *Antirhinum asarinum*).

D. Die Sempervivetalia arborei mit dem nordafrikanisch-kanarischen Sempervivion arborei (3 Ass., je 2 mit *Sempervivum*, *Caralluma* und *Notholaena vellea*).

Meines Erachtens erhält man eine viel natürlichere Gliederung der Chasmophytien, wenn man sie zunächst in vorwiegend hemikryptophytische mit in der Regel nach Farnen zu benennenden Verbänden bzw. Isözieen und in vorwiegend chamäphytische mit Moosen und phanerogamen Polsterpflanzen und Zwergsträuchern gliedert. Darnach gehört z. B. das chamäphytische Androsacetum helveticae ebensowenig zum Potentillion caulescentis wie das Androsacetum multiflorae zum Asplenion septentrionalis. Übrigens stehen sich die meiobasiphile *Androsace helvetica* und die meiooxyphile *A. multiflora* verwandtschaftlich und ökologisch ungleich näher als *Asplenium ruta-muraria* und *septentrionale*.

Durch die künstliche Abtrennung des Micromerion croaticae vom Potentillion caulescentis werden die auch in den Ostalpen weitverbreiteten Potentilleta Clusianae und Asplenieta fissi unnatürlich zerrissen. Alle diese Gesellschaften stehen sich nach Ausscheidung der Chamäphytien, zu denen u. a. auch die Potentilleta nitidae gehören, ökologisch und floristisch so nahe, daß sie unbedenklich als Asplenion rutae-murariae vereinigt werden können, wogegen das von Braun und Meier ganz vernachlässigte Asplenion viridis, dem u. a. *Cystopteris regia* und *Viola biflora* angehören, nach Zusammensetzung, Ökologie und Verbreitung wesentlich verschieden und mit ebensolchem Recht abzutrennen ist wie z. B die Phylliteta, Adianteta und das zuerst von Diels beschriebene Asplenietum Seelosii. Eine rationelle Gliederung der Chasmophytia setzt eine Vergleichung der Gesamtareale der einzelnen Arten voraus, wobei sich u. a. ergibt, daß z. B. die der *Potentilla caulescens* und *Clusiana*, die sich mit Ausnahme eines schmalen Saums ausschließen, ganz von dem viel größeren des *Asplenium ruta-muraria* und ebenso die der *Androsace multiflora* und *Primula hirsuta* ganz von dem des *Asplenium septentrionale* umschlossen werden. Die stenochoren Primulaceen, Campanulaceen usw. der Alpen und übrigen Südgebirge eignen sich wohl zur Abgrenzung der regionalen Assoziationen und

Fazies, nicht aber zur Erfassung und Benennung der weiter verbreiteten Verbände und Isozönosen, die, wenn durchaus eine Benennung nach einzelnen Arten erfolgen soll, nur nach entsprechend weit verbreiteten z. B. von *Asplenium* vorzunehmen ist.

Wie ich mehrfach (so 1927 und Man. of Pteridol. 1938) ausgeführt habe, sind außer basiphilen und oxyphilen Chasmophytien auch subneutrophile zu unterscheiden, die durch euryione Arten wie *Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes* und *Ceterach* mit den beiden andern Gruppen verbunden werden, aber auch in solchen wie *Woodsia ilvensis*, *Asplenium adulterinum* und namentlich mehreren Moosen (z. B. *Amphidium Mougeotii*, *Anoectangium compactum*) ausgezeichnete Charakterarten aufweisen. Oberdorfer hat 1934 die Berechtigung der Ausscheidung eines subneutrophilen Cystopteridetum bestritten, gibt sie aber 1938 auch für den Schwarzwald ausdrücklich zu.

In den Chasmophytensystemen Brauns, Meiers, Horvats, Aichingers und Tüxens werden gar keine Moose genannt, obgleich diese durch sehr viele charakteristische Arten (z. B. von *Eucladium*, *Gymnostomum*, *Mnium*, *Anoectangium*, *Rhabdoweisia*, *Bartramia* u. a.) vertreten sind. Diese Nichterfüllung der Forderung vollständiger Artenlisten ist um so bedauerlicher, als schon in den mitteldeutschen Gebirgen, aus denen z. B. Schade 1912—24 und Kaiser 1926 viele epipetrische und chasmophytische Moosvereine beschrieben haben, und Karpaten die meisten der für die Südgebirge bezeichnenden Gefäßpflanzen fehlen. Es ist völlig sinnlos, wenn z. B. Tüxen nordwestdeutsche und Bartsch Schwarzwälder Asplenieta als Potentillion caulescentis und Androsacion multiflorae bezeichnet. Erst recht gilt dies von Skandinavien, von wo Nordhagen ein Saxifragion Cotyledonis und Asplenion viridis anführt, die mit gleichem Recht auch in den Alpen unterschieden werden können. Die Benennung von Verbänden, Ordnungen und Klassen nach nur in wenigen der zugehörigen Assoziationen vertretenen und einem Großteil des Areals überhaupt fehlenden Arten ist denkbar unglücklich und wird auch von den nordeuropäischen (z. B. Nordhagen, Kalliola) und karpatischen Forschern (z. B. Szafer, Krajina, Sillinger) durchwegs vermieden.

Die ökologischen Hauptreihen werden bei den chasmophytischen Isözieen eindeutig durch die Amplituden der Acidität und des Wärmebedürfnisses, Nebenreihen durch Feuchtigkeit und Lichtgenuß bestimmt. Bei großer Feuchtigkeit und schwachem Licht herrschen fast immer Moose. Zweidimensionale Darstellungen der

Hauptreihen habe ich mehrfach (1927, 1932, 1938, Angaben über die skiophilen Bryophytenvereine auch mit MORTON 1925) gegeben. Die Isözieen ergeben sich aus der Vergleichung der ökologischen Reihen verschiedener Gebiete mit größerer Sicherheit als aus dem Artenbestand, da in diesem infolge der großen Zahl stenochorer Tertiärrelikte auf den Südgebirgen und infolge des Fehlens homogener Flächen die Unterschiede größer sind als bei den meisten andern Klassen und durch die Vernachlässigung der weiter verbreiteten Moose noch größer erscheinen als sie sind.

5. Wiesen und Grasheiden

Die alpine Vegetationssystematik KERNERS, STEBLERS und SCHRÖTERS und auch die jurassische THURMANNS und GRADMANNS ist im Gegensatz zur fennoskandischen NORRLINS, HULTS, SERNANDERS und CAJANDERS von der Untersuchung von Wiesen (einschließlich Sumpfwiesen und Grasheiden) ausgegangen. Damit steht in Zusammenhang, daß die in Fennoskandien längst selbstverständliche Bedeutung der Moos- und Flechtenvereine in den Alpen noch immer verkannt wird, obwohl sich auch z. B. BRAUN, FREY und KOCH, in Norddeutschland MATTICK und LANGERFELDT bemüht haben, diesem Mangel abzuhelfen.

Die BRAUNsche Schule gliedert die Wiesen und Grasheiden, abgesehen von den unter 3. behandelten Sand- und Salzwiesen, den eigentlichen Sumpfwiesen (Phragmitetalia, Caricetalia fuscae, Scheuchzerietalia) und Schneebodenvereinen (Salicetalia herbaceae) in die Molinietalia, Arrhenatheretalia (Fettwiesen), Calamagrostidetalia villosae und Adenostyletalia (Hochstaudenwiesen), Brometalia (Steppenwiesen), Thero-Brachypodietalia (mediterrane Kalkheiden), Seslerietalia (basiphile Grasheiden der Gebirge) und Caricetalia curvulae (oxyphile Grasheiden der Gebirge). Unter vorläufiger Beibehaltung dieser Namen mit einigen sprachlichen Verbesserungen, wie sie auch NORDHAGEN u. a. vorgeschlagen haben, ergibt sich folgendes Reihenschema:

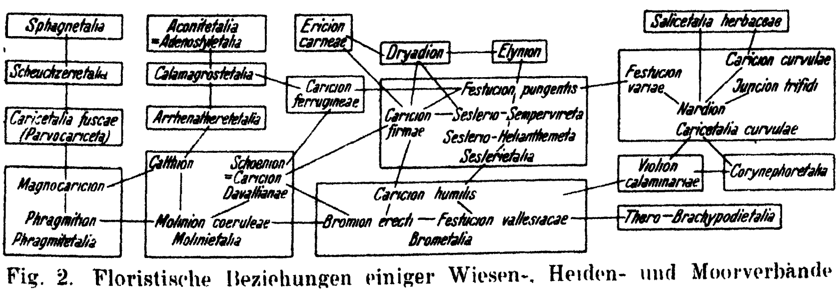


Fig. 2. Floristische Beziehungen einiger Wiesen-, Heiden- und Moorverbände

Diesem Schema stelle ich dasjenige SCHENNIKOWS (Sov. Bot. 1935 u. Veget. USSR. 1938) gegenüber als dasjenige der bewußt vom Artenbestand abstrahierenden und in Reihenform aufgestellten, das bisher auf das größte Material begründet worden ist:

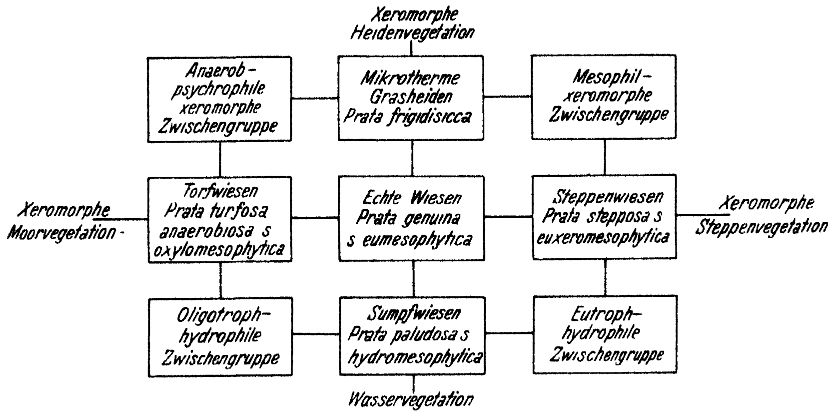


Fig. 3. Das Wiesensystem SCHENNIKOWS

Ähnliche physiognomische Systeme haben bereits WARMING, STEBLER und SCHROTER, BROCKMANN und RÜBEL u. a. aufgestellt Es ist nun zu prüfen, ob das „rein floristische" System diesen gegenüber wirklich einen großen Fortschritt bedeutet und den tatsächlichen floristischen und ökologischen Beziehungen besser gerecht wird.

Zunächst zeigt die Vergleichung der beiden Systeme manche Übereinstimmung. So sind Brometalia = Prata stepposa, Molinietalia im wesentlichen = Prata turfosa. Hingegen umfassen die Prata genuina, die SCHENNIKOW in 6 „Formationsklassen" gliedert, die ganze Reihe vom Calthion über die Fettwiesen bis zu den Hochstaudenwiesen, die Prata frigidisicca (ebenfalls mit 6 Klassen) außer den Caricetalia curvulae auch das Elynion und die Schneebodenheiden.

Beiden Systemen gegenüber ist zu bemerken, daß die meisten Wiesen neben den gewöhnlich herrschenden Hemikryptophyten auch Vertreter anderer Lebensformen enthalten: Helophyten, Geophyten, Therophyten und Chamaephyten (die saprophytischen und erranten Lebensformen können hier eher vernachlässigt werden als bei den Gehölzen). Die Klassen beider Systeme unterscheiden sich deutlich durch den verschiedenen Anteil derselben: am meisten Geophyten (oft in einzelne Aspekte völlig beherrschenden Beständen) in den Prata genuina, am meisten Therophyten in den Prata

stepposa, am meisten Chamaephyten in diesen und den Prata frigidisicca. Tatsächlich kommt den geophytischen und therophytischen „Ingredienten" (Paczoski 1893—1917), „Ephemeren" (B. Keller 1907—36), „Earophyten" oder „Xerogeophyten" (Gams 1916—27), wie ich wiederholt ausgeführt habe und auch andere Autoren bestätigt haben (so de Vries 1929—39, Preis 1939, Lavrenko u. Prosorowsky 1940) ungleich mehr Selbständigkeit zu, als ihnen beide vorstehende Systeme zubilligen. Das ganze „Secalinion" ist durch langdauernde Auslese vorwiegend aus Xerogeophytien entstanden. Viele und auch recht stenözische und dabei sehr gesellige Geophyten, z. B. viele Liliifloren und Orchideen, sind sehr verschiedenen Wiesen und Heiden gemeinsam. Die von mir 1916—27 beschriebenen Poeta bulbosae und concinnae, Riccieta (s. Fig. 1 S. 213) usw. sind von den am häufigsten mit ihnen verbundenen Festuceta, Artemisieta usw. weitgehend unabhängig, was auch Braun in Prodr. 5 ausdrücklich für manche ihrer Arten angibt. Ähnliches gilt aber auch z. B. von *Pteridium* und den waldbewohnenden *Scilla-*, *Orchis-*, *Anemone-* und *Corydalis*-Arten. Während Tüxen, Diemont und Ellenberg atlantische Laubwald-Assoziationen durch *Scilla bifolia*, *liliohyacinthus* und *nutans*, *Narcissus pseudonarcissus*, *Isopyrum* usw. charakterisieren, stellt Schumacher 1939 ausdrücklich fest, daß *Scilla non-scripta* (= *Endymion nutans*) in so verschiedenen Laubwäldern wächst, daß „ihr streng genommen nicht einmal der Wert einer Ordnungscharakterart zugebilligt werden" kann. Ganz dasselbe gilt auch z. B. von *Crocus albiflorus* und von den mediterranen Orchideen, nach denen Braun 1939 ein „Orchideto-Brometum" provisorisch aufstellt, wie z. B. meine ungleich vollständigeren Tabellen von Walliser Steppen- und Fettwiesen und diejenigen Meusels von der Steinklöbe (1937) beweisen.

Zum Verband „Bromion erecti", dem Braun in Anschluß an Klika 1931 das „Festucion vallesiacae" gegenüberstellt, welche Unterscheidung übrigens der in Rußland seit über 50 Jahren üblichen in Wiesen- oder Kräuter-Steppen und in echte oder Stipa-Festuca-Steppen im wesentlichen entspricht (s. Lavrenkos Zusammenstellung von 28 Steppensystemen in Vegetatio URSS 1940), zählen Braun und Moor (Prodr. 5) das Xerobromion mit 16, das Mesobromion mit 4 und das Violion calaminariae mit 2 Assoziationen; zum „Festucion vallesiacae in Mitteleuropa" Klika 1939 nicht weniger als 27 Assoziationen und 3 Subassoziationen, unter welchen jedoch alle aus dem Alpen- und Juragebiet beschriebenen fehlen. Gewiß sind den meisten dieser Einheiten gewisse Arten gemeinsam,

aber im übrigen sind alle diese Verbände floristisch äußerst heterogen (s. Sóo 1940). Sowohl zum Xerobromion und Mesobromion sowie zu Klikas Festucion werden teils kontinentale, teils submediterrane Steppengesellschaften und außerdem Felsenheiden mit vorwiegend dealpinen Arten (Seslerio-Festucion glaucae Klika) gezählt, auf welche Unterscheidung schon Gradmann 1900, Podpera 1906—31 und besonders Schustler 1918—22, Grohmann 1930 und Meusel 1939—40 aufmerksam gemacht haben. Eine Gliederung der verarmten west- und mitteleuropäischen Ausstrahlungen der in den östlichen Steppengebieten sehr viel reicher entwickelten Kräuter-, Federgras- und Schwingelsteppen ohne Berücksichtigung der Verhältnisse im Optimalgebiet ist von vornherein ebenso aussichtslos wie die der fragmentarischen Hochmoorsphagneten der Alpen, des Schwarzwalds usw. ohne Berücksichtigung der nordeuropäischen Verhältnisse.

Von den 9 „Subassoziationen" des „Mesobrometum" stellen einige Übergänge zu Fettwiesen, andere, wie die ausgesprochen hygrophilen mit *Festuca arundinacea* und *Equisetum maximum*, zu Sumpfwiesen dar, die trotz dem Vorkommen gewisser „Verbandscharakterarten", von denen bekanntlich mehrere auch in typischen Molinieta gedeihen, überhaupt nicht mehr in diese Ordnung gehören. Die submediterranen Brometa und Brachypodieta pinnati sind für Molinier so „schwach floristisch individualisiert", daß er sie ganz den „Quercetalia pubescentis" einreiht.

Wie „objektiv" die floristische Systematik gehandhabt wird, zeigt besonders schlagend das „Violion calaminariae" der Schwermetallböden. Libbert 1930, Schwickerath 1933 und Braun und Moor 1939 stellen es zum Bromion erecti, mit dem es aber herzlich wenig gemein hat, Tüxen 1937 (allerdings mit ?) zu den „Caricetalia curvulae". Mit ebenso viel Recht könnte man es auch zum Festucion vallesiacae und zu den „Corynephoretalia" (s. das Schema Paffens) und mit nicht viel weniger selbst zum Armerion maritimae stellen! Die gewiß zusammengehörigen Vereine der *Viola lutea-calaminaria* und der *Armeria Halleri*, denen auch gewisse Serpentinheiden nahestehen, bilden so wieder ein Musterbeispiel für mehrdimensionale Beziehungen.

Von den mikrothermen Grasheiden (Prata frigidisicca) bespreche ich hier nur die „Seslerietalia". Auf Grund des gemeinsamen Vorkommens von *Sesleria coerulea* ssp. *calcarea* = *varia*,

Helianthemum alpestre, Gentiana verna u. a. vereinigte BRAUN 1926 das alpine Caricetum firmae (Firmetum), Seslerio-Semperviretum und Elynetum zum „Seslerion coeruleae“ und mit dem Caricion ferrugineae zur Ordnung „Seslerietalia coeruleae“. HORVAT stellt diesen 1930 ein Seslerion tenuifoliae als Vertreter der „Seslerietalia tenuifoliae“ gegenüber, das ganz ähnliche Firmeta und Helianthemeta, aber kein Elynetum umfaßt, dafür ein Festucetum pungentis, das er 1934 als eigenen Verband abtrennt. AICHINGER beschreibt 1933 aus dem Seslerion coeruleae der Karawanken neben dem Firmetum und Seslerio-Semperviretum eine „*Festuca pungens-Avena Parlatorii*-Ass.“ (wobei er übrigens unter „*F. pungens*“ wahrscheinlich *F. alpestris* versteht), die genau so wie das oft beschriebene, besonders gründlich von LÜDI und GILOMEN untersuchte Seslerio-Semperviretum und die von mir in den nordöstlichen Kalkalpen untersuchten, noch nicht ausführlich publizierten Festuceta versicoloris und Avenastreta Parlatorei enge floristische und ökologische Beziehungen zu den Ericeta carneae aufweisen, die ich in besonderen Arbeiten behandeln werde. Wollte man die untereinander eng verwandten Cariceta firmae, die deutliche floristische Beziehungen zum Caricion Davallianae zeigen (s. Fig. 2), nach den verschiedenen *Sesleria*- und *Helianthemum*-Arten auf verschiedene Verbände und Ordnungen aufteilen, müßte man auch ein Seslerion Bielzii, Heuflerianae und rigidae abtrennen, wie auch z. B. MOLINIER von „Seslerietalia provincialis“ spricht. PAWLOWSKI und KLIKA haben aber mit Recht darauf verzichtet; und wie geringen Wert heute BRAUN selbst seinen „Verbandscharakterarten“ *Sesleria varia, Helianthemum alpestre* und *Gentiana verna* beimißt, geht daraus hervor, daß er 1939 die „Sesleria-Trockenrasen der Hügelsteppe Mitteleuropas“ anhangsweise dem Bromion erecti anfügt und dabei auf die in ihnen vertretenen Differentialarten des „Quercion pubescentis-sessiliflorae“ (d. h. der submediterranen Felsenheide, s. MEUSEL 1939) und des „Potentillion caulescentis“ (d. h. dealpine Chasmophyten) hinweist, also wieder ein Musterbeispiel für das Bestehen der von ihm geleugneten mehrdimensionalen Beziehungen!

Die Beziehungen all dieser süd- und mitteleuropäischen Grasheiden zu den arktisch-sibirischen Elyneta und Dryadeta sind dagegen, wie ich schon mehrfach gezeigt habe, trotz teilweiser Überschneidung der ökologischen Amplituden und dadurch entstandener Mischungen (wie den Dryadeto-Firmeta) sehr viel weniger eng als z. B. diejenigen der verschiedenen Elyneta untereinander und mit den Festuceta Halleri und durae, Cariceta rigidae usw. NORD-

HAGEN schlägt 1936 vor, die Elyneta mit den Dryadeta, Cassiopeta tetragonae usw. und BRAUNS Seslerion zu „Elyneto-Seslerietalia“ zu vereinigen. KALLIOLA verbindet das „Dryadion“ und „Potentilleto-Polygonion vivipari“ zur „Ordnung der eutrophen Zwergstrauch- und Rasengesellschaften“. Mir scheint es viel natürlicher, mindestens die humicolen Zwergstrauchheiden ganz von den Grasheiden zu trennen und innerhalb dieser das arktisch-alpine Elynion und die anschließenden Cariceta und Festuceta ganz von dem rein südeuropäischen Caricion firmae und den verschiedenen Seslerio-Sempervireta und Seslerio-Helianthemeta, die sich immer deutlicher als auf verschiedenen Gebirgen und in dealpinen Reliktkolonien in verschiedenen Fazies vertretene Isozönosen erkennen lassen.

Diese Beispiele zeigen wohl genügend, wie sehr die „rein floristische“ Systematik gegenüber der Mannigfaltigkeit der Wiesen und Grasheiden versagt hat.

6. Zwergstrauchheiden und Gehölze

Um den verfügbaren Raum nicht unnötig zu überschreiten, übergehe ich hier die Schneebodenvegetation sowie die von den meisten Vertretern der BRAUNschen Schule mehr als stiefmütterlich behandelten Moorgesellschaften und bespreche die Zwergstrauchheiden gemeinsam mit den Gehölzen, wie es auch NORDHAGEN und BRAUN tun, vor allem in der ersten Wälder umfassenden Lieferung 6 des Prodr. von BRAUN, SISSINGH und VLIEGER 1939. Sie geben zwar vor, die gesamten „Nadelholz- und Vaccinienheide-Verbände der eurosibirisch-nordamerikanischen Region“ auf Grund „eingehender *Literaturstudien*“ erfassen zu wollen, glauben aber, „daß die außereuropäischen Gebiete nur höchst dürftige Beiträge zu den von uns verfolgten Problemen liefern“, so daß ihre Übersicht sich „zur Hauptsache auf Mittel- und Nordeuropa“ beziehe. Daß Nordeuropa im Gegensatz zu den früheren Lieferungen mit einbezogen wird, verdanken die Autoren der Mitarbeit NORDHAGENS, der den ursprünglichen Entwurf wenigstens für Fennoskandien ergänzt und in manchem berichtigt hat. Trotz dieser Hilfe sind aber noch sehr viele Mängel geblieben, von denen ich hier nur einzelne herausgreifen kann. Wenn wir an der von BRAUN an andere Autoren gestellten Anforderung vollständiger Bestandestabellen festhalten, sind sämtliche in Prodr. 6 aus Nordamerika („Gaultherio-Piceetalia“) und Nordasien (Piceion jezoensis, P. sitchensis, Picea obo-

vata-Ribes dikuscha-Ass.) angeführten Einheiten als nomina nuda zu streichen und auch mehrere der von Braun selbst nach eigenen Aufnahmen aus den Südalpen und Pyrenäen aufgestellten Assoziationen als durchaus unzulänglich charakterisiert zu bezeichnen.

Für die Konsoziationen der Piceeta, Pineta silvestris und Cembrae muß vor allem auf die zahlreichen Arbeiten Cajanders, Sukatschews und ihrer Schüler und Mitarbeiter verwiesen werden, die deren ökologische Reihen ähnlich gründlich klargelegt und dargestellt haben (s. Fig. 4), wie Pallmann und Haffter 1933 die Reihe von den Rhododendro-Myrtilleta über die Vaccinio-Empetreta zu den Loiseleurieta, die Braun als ganzes seinen Vaccinio-Piceetalia eingliedert, obgleich sie ebenso aus den „Vaccinio-Piceetea" herausführt wie die von den Myrtilleta zu den „Ledetalia" und „Sphagnetalia" führende Reihe.

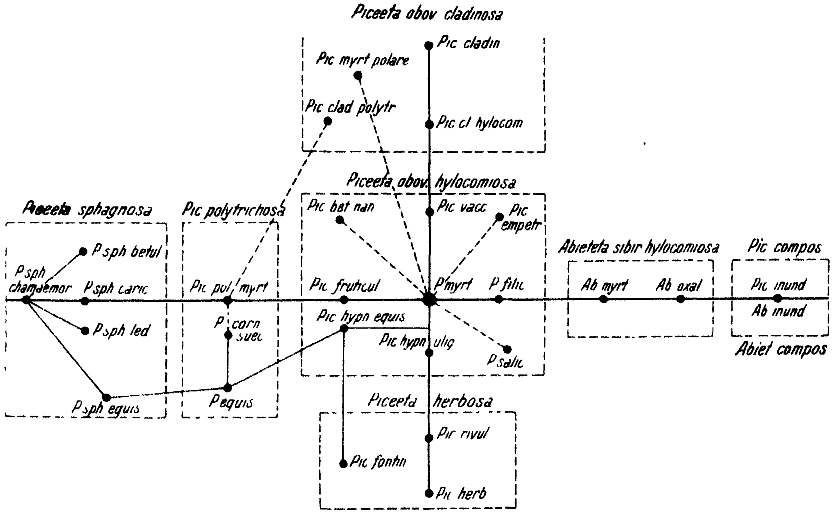


Fig. 4. Die ökologischen Reihen der Fichten- und Tannenwälder an der Petschora nach Sambuk 1932

Wälder, Gebüsche und baumarme bis baumfreie Zwergstrauch- und Spalierheiden können entweder nach den herrschenden Gehölzen oder nach den chamäphytischen, hemikryptophytischen und selbst geophytischen Feldschichtvereinen in Konsoziationen angeordnet werden, wie es schon 1902 A. Nilsson und 1913 Th. Fries in Schweden, seit 1909 Cajander in Finnland und besonders Sukatschew (seit 1927) in Rußland mit bestem Erfolg getan haben. Bei einer konsequenten Befolgung dieser im wesentlichen schon von Norrlin und Hult vorgezeichneten und in Rußland weiter von

Katz, Sinskaja, Sambuk u. a. ausgebauten Methode (s. Fig. 4 u. 5), die sich unabhängig von den genannten auch G. Schlenker erarbeitet hat, ergibt sich für die „Vaccinio-Piceetea" ausgehend zunächst nur von den Phanerophytia und Chamäphytia ein mehrdimensionales System von Isozönosen, die jeweils viele regionale Soziationen als regionale Fazies umfassen. Im Mittelpunkt stehen, wie die Schemata Sukatschews und Sambuks (Fig. 4) zeigen, jeweils *Myrtillus*-Soziationen. Eine vorwiegend lichtklimatische „Dimension" führt von den lichten Pineta silvestris und den an diese anschließenden, von Nordhagen und Braun auch noch zum Vaccinio-Piceion gerechneten Betuleta zu den Piceeta, Abieteta und Cembreta, die Sotschava 1930 als „dunkeln Nadelwald" zusammengefaßt hat. An das „Abieto-Piceion" schließt sich mit abnehmender Kontinentalität das „Abieto-Fagion" an, an die Pineta silvestris mit abnehmender Wärme und zunehmender Schneebedeckung das *Pinus mugo*-Krummholz.

Die vorwiegend edaphisch bestimmten Reihen des Isozönosensystems zeigen einen raschen Wechsel der Feldschichtvereine nach abnehmender Feuchtigkeit (s. Fig. 5) und Schneebedeckung (die erwähnte Reihe Pallmanns und Haffters von den Rhododendro-Myrtilleta zu Loiseleurieta), oft parallel mit zunehmender Bodenverarmung (Cajanders Reihe von Haintypen über Myrtilleta und Vaccinieta zu Calluneta und Cladineta). Zunehmende Vernässung und Versauerung führt von Myrtilleta über Vaccinieta uliginosi zu Sphagneta, Berieselung und Überschwemmung zu andern moos- und grasreichen Soziationen (Fig. 4 unten), abnehmende Acidität von den Vaccinieta über die mehr oder weniger euryionen Junipero-Arctostaphyleta, die jetzt auch Braun als eigenen Verband Juniperion nanae gelten läßt, zu den basiphilen Zwergstrauchheiden, die in den Alpen hauptsächlich durch verschiedene Ericeta carneae, im Norden durch Dryadeta und Cassiopeta tetragonae vertreten sind, und anschließenden Grasheiden (s. Fig. 2 und meine Diagramme im Jahrb. d. Ver. z. Schutz d. Alpenpfl. 1940). Bei Anreicherung von Nitraten und Phosphaten werden alle Heidetypen von teils hemikryptophytischen, teils geophytischen Haintypen, bei stärkerer Beschattung und Humusansammlung von Farn- und Moosgesellschaften abgelöst.

Die meisten Haingesellschaften sind in Laubwäldern häufiger als in Nadelwäldern und werden daher von der Schule Brauns größtenteils zu den Fagetalia und Quercetalia, einige zum „Adenostylion" und „Calamagrostidion" gezählt. Das rein hemikrypto-

phytische Calamagrostetum villosae steht unzweifelhaft andern Calamagrosteta, Farnwiesen (besonders Athyrieta) und Hochstaudenwiesen sehr nahe und wird daher von Tüxen, Bartsch u. a. mit diesen vereinigt. Braun stellt es dagegen wie schon 1896 Drude und 1912 Rübel zu den Zwergstrauchheiden, die es aber nur räumlich oft durchdringt. Seine Behauptung, daß das „Calamagrostidion“ den Alpen fehle (Prodr. 6), ist unrichtig, wie die Tabellen Rübels, Lüdis und meine eigenen zeigen. Von den 10 „Verbandscharakterarten“ der Tatra-Fazies des Calamagrostetum villosae findet sich die Hälfte auch in den alpinen Fazies, und die andern sind durch gleichwertige Vikaristen ersetzt.

Das Vaccinio-Piceion gliedern Braun und Sissingh in 4 Unterverbände: Abieto-Piceion mit 4 Ass., Rhodoreto-Vaccinion mit 14 Ass., Piceion septentrionale mit 8 Ass. und Phyllodoco-Vaccinion mit 4 Ass.; mehrere Ass. weiter in Subass., die größtenteils gar nichts anderes als Soziationen im Sinn der nordisch-alpinen Schule und entsprechend zahlreich sind. Diese und selbst viele „Ass.“ werden auch nicht mehr durch Assoziationscharakterarten, sondern zumeist nur durch Verbands- und Ordnungs-Charakterarten und dazu meist noch einige stenözische oder stenochore Differentialarten bestimmt. Durch den Verzicht auf die klare Anordnung in Konsoziationen und Reihen von Soziationen und Isozönosen ergibt sich eine völlig unübersichtliche Aufzählung, die mit jeder Untersuchung in einem neuen Gebiet beliebig vermehrt werden kann.

Als Ordnungs- und Verbandscharakterarten werden besonders viele Bryochamaephyten (Lycopodien und Moose) verwendet, aber nach wie vor fehlen nicht nur die als „abhängige Assoziationen“ den Lichenologen und Bryologen überlassenen Rindenhaftervereine, sondern auch die der für den Haushalt der Waldbäume und Zwergsträucher ungeheuer wichtigen Bodenpilze, deren „Soziologie“ seit 1936 Höfler mit seinen Schülern Friedrich und Leischner-Siska untersucht, über die aber auch schon ältere Versuche westeuropäischer (z. B. Harley), russischer (z. B. Schennikow 1927) und amerikanischer Autoren (z. B. Piemeisel) vorliegen. Daß erst recht alle erranten Vereine (wie die der Bodenmikroorganismen) fehlen, ist weniger verwunderlich. Auf jeden Fall täten aber die Urheber so unvollständiger Aufnahmen gut daran, sich die ungleich vollständigeren der nordeuropäischen Schulen näher anzusehen.

Wie steht es nun mit den angeblichen Charakter- und Differentialarten der Piceion-Assoziationen? Als solche werden besonders oft halb- bis ganzsaprophytische Pirolaceen, Orchideen, Lyco-

podien, Polypodiaceen und einige wenige Laub- und Lebermoose angeführt. Um bei den angeblichen Verbandscharakterarten zu bleiben, die aber oft genug die fehlenden Ass.-Ch.-Arten ersetzen müssen, greife ich *Blechnum*, *Atrichum Haussknechtii*, *Plagiothecium undulatum*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Barbilophozia lycopodioides* und *Floerkei* und *Bazzania trilobata* heraus. Von *Blechnum* gibt zwar Braun ausdrücklich an, daß es auch im Fagion und Quercion roboris wächst. Ähnliches gilt aber auch von *Atrichum Haussknechtii* und *Bazzania trilobata*, die in Buchen-Tannenwäldern der Nordostalpen und des Böhmerwalds mindestens ebenso häufig und gesellig wie in Fichtenwäldern wachsen. Noch wesentlicher ist aber, daß *Blechnum* und die meisten der genannten Moose, sowie mehrere bei Braun und Sissingh fehlende, wie die mindestens ebenso charakteristische *Hookeria lucens*, eine außerordentlich charakteristische und stenözische Union bilden, die auf vielen atlantischen Inseln bis zu den Faeröern völlig unabhängig vom Vaccinio-Piceion gedeiht und auch im pazifischen Nordamerika wiederkehrt, dagegen dem größten Teil Osteuropas und Nordasiens fehlt. Wenn also *Plagiothecium undulatum*, *Rhytidiadelphus loreus* usw. zur Charakterisierung bestimmter „Ass." der Pyrenäen, Alpen und herzynischen Gebirge verwendet werden, so handelt es sich meist um eingestreute Fragmente dieser subozeanischen Isözie. Die beiden *Barbilophozien* sind in vielen subalpinen und alpinen Heiden viel verbreiteter als in Fichtenwäldern. Demnach sind mindestens folgende „Ass." als solche zu streichen: das Lophozieto-Piceetum und Soldanelleto-Piceetum Volks aus dem Böhmerwald, das Mastigobryeto-Piceetum aus dem Schwarzwald, die Listera cordata-Hylocomium umbratum-Ass. des Jura und die Rhododendron ferrugineum-Listera cordata-Ass. der Pyrenäen, welche z. B. nur durch *Listera cordata*, *Ribes petraeum* und *Dryopteris dilatata*, also lauter weitverbreitete Arten charakterisiert wird. In allen diesen Fällen handelt es sich wie bei den Hylocomieta, Thuidieta usw. (s. Cain und Sharp 1938) um bloß lokale, nicht einmal regionale Fazies sehr viel weiter, namentlich auch in den Nordalpen verbreiteter Soziationen.

Beim „Piceetum transalpinum, P. subalpinum, P. tatricum, P. fennoscandicum, P. hercynicum, Pineto-Piceetum centrorossicum" usw. haben wir es dagegen mit ganzen Konsoziationen regionaler Fazies von sehr verschiedenen Isozönosen zu tun, die in jedem einzelnen Gebirge und im osteuropäischen Flachland ganz ähnliche, nur nicht überall gleich vollständig ausgebildete ökologische

Reihen bilden. Die Zahl dieser „regionalen Ass." läßt sich mit Hilfe der in den Südkarpaten, Südalpen, Pyrenäen usw. endemischen Waldpflanzen beliebig und unbegrenzt vermehren, wobei aber die tatsächlichen ökologischen und floristischen Zusammenhänge infolge der Außerachtlassung der ökologischen Reihen und Artareale völlig verloren gehen. Mit solch oberflächlichen Konstruktionen ist weder der Waldkunde, noch erst recht der Waldwirtschaft gedient.

Dasselbe gilt natürlich auch von den Föhrenwäldern, deren Soziationen, wie ich schon 1927 für ein kleines Alpengebiet gezeigt habe, sehr viel zahlreicher sind, als aus der Arbeit E. Schmids (1936) und Prodr. 6 hervorgeht. Die Pineta silvestris werden in diesem auf die Verbände Vaccinio-Piceion und Pineto-Ericion, die als Ordnungen abgetrennten Corynephoretalia, Ericeto-Ledetalia und wohl auch Quercetalia verteilt, die Pineta mugi auf Vaccinio-Piceion (sonderbarerweise nur die der Karpaten, mit denen aber viele des Riesengebirgs, Böhmerwalds, Schwarzwalds und der Zentralalpen weitgehend übereinstimmen), Pineto-Ericion und Ericeto-Ledetalia. Wenn die Konsoziationen (wie im finnischen Waldtypensystem) konsequent nach den Feldschichtvereinen gebildet werden, ist eine solche Aufspaltung unvermeidlich, aber für die Zwecke der Vegetationskartierung und der Forstwirtschaft ist sie gänzlich unbrauchbar. Aber auch wenn sie nur für systematische Zwecke vorgenommen wird, sollte die Anordnung nicht nach den mehr oder weniger zufällig erfaßten regionalen Fazies, sondern planmäßig nach homologen Isozönosen vorgenommen werden (s. Katz 1929).

Eine solche Isozönosengruppe bilden z. B. die dunkeln Nadelwälder mit Myrtilletum, die sowohl viele nord- und mitteleuropäische Fichtenwälder ohne *Rhododendron*, wie auch die alpinen, karpatischen, nordasiatischen und nordamerikanischen Piceeta, Abieteta und Cembreta mit solchen umfassen. Innerhalb dieser bilden die *Pinus Cembra-Rhododendron*-Wälder eine Isozönose, die sowohl die alpine Soziation mit *Rh. ferrugineum*, wie die karpatische mit *Rh. Kotschyi* und die südsibirische, von Wassiljew und Powarnizyn 1933/34 sorgfältig beschriebene mit *Rh. chrysanthum* und andere umfaßt.

Andere Isozönosen sind z. B. die *Dryopteris*-Fichtenwälder, die *Vaccinium vitis idaea*-Föhrenwälder, *Calluna*-Föhrenwälder, *Cladina*-Föhrenwälder und die entsprechenden Krummholz-Isozönosen. Besondere Beachtung verdient dabei die Ausscheidung der subneutrophilen (mit Junipereta, Arctostaphyleta und Genisteta) und der basiphilen (mit Ericeta carneae, Cytiseta u. a.), wobei noch,

zu berücksichtigen ist, daß viele Arctostaphyleta, Ericeta und Genisteta neben dem alkalischen noch ein saures Optimum haben (F. CHODAT, ZLATNIK u. a.).

Gegenüber den früheren Waldsystemen BRAUNS und seiner Schüler bedeutet es einen großen Fortschritt, daß er 1939 mit dem „Juniperion nanae" und „Pineto-Ericion" auch diese subneutrophilen und basiphilen Konsoziationsgruppen anerkennt. Sie sind auch schon lange vor ihm erkannt und behandelt worden, so von KERNER, RÜBEL, SCHMID und mir, und kommen im Prodr. 6 gar zu kurz weg. Für das Juniperion nanae werden nur je 1 Ass. aus den Schweizer Alpen und Südfrankreich, für das Pineto-Ericion neben unzweifelhaft dazugehörigen Ass. bzw. Soziationen aus den Alpen und illyrischen Gebirgen noch lediglich auf Grund des Vorkommens angeblich charakteristischer Pirolaceen, Orchideen und Genisteen die südfranzösische *Pinus silvestris-Genista hispanica*-Ass. und das mitteldeutsche Pyroleto-Pinetum angeführt, das jedoch nur im Sudetengebiet fragmentarische Ausstrahlungen der südeuropäischen Ericeta carneae enthält. Einige der bezeichnendsten Ericion-Soziationen fehlen ganz, wie die von *Cytisanthus radiatus*, *Carex baldensis* und einigen Moosen (*Geheebia gigantea*, *Brotherella Lorentziana*). Diese Tertiärrelikte gehören dabei zu den besten Charakterpflanzen, die es überhaupt in den europäischen Zwergstrauchheiden gibt! Die engen Beziehungen der Ericeta zu den Cariceta humilis, albae, baldensis und firmae, die ich in meiner Glocknerarbeit skizziert habe, werde ich in anderem Zusammenhang behandeln.

Ericeta carneae und Cariceta albae gibt es übrigens ebenso wie Calluneta und Myrtilleta nicht nur in verschiedenen Pineta und Piceeta, sondern auch in Fageta und Querceta. Wenn man mit NORDHAGEN und BRAUN die Myrtillus-Birkenwälder zu den „Vaccinio-Piceetalia" stellt (TÜXEN reiht sie beim Quercion roboris-sessiliflorae ein), muß man konsequenterweise auch die reinen Buchen- und Eichenwälder mit Calluneta und Ericeta dazustellen. AICHINGER (1933 S. 274) und BRAUN (Prodr. 6) haben diese Konsequenz wohl gesehen, aber doch nicht zu ziehen gewagt.

Die Laubgehölze sind zwar mit Ausnahme der zum Vaccinio-Piceion gestellten Flaumbirkenwälder noch nicht im Prodr. erschienen, doch liegen auch über sie soviele Arbeiten von BRAUN (besonders 1930—35), TÜXEN und DIEMONT (1930—38), KLIKA (1932—40), MOOR (1938), ELLENBERG (1939), BARTSCH (1940) u. a. vor, daß schon jetzt eine Beurteilung möglich ist. Die von den Genannten

unterschiedenen Verbände lassen sich zwanglos in eine Hauptreihe und ein paar Nebenreihen anordnen. Die sehr natürliche Hauptreihe führt vom immergrünen Quercion ilicis über das Quercion pubescentis-sessiliflorae, Quercion roboris-sessiliflorae und Fraxino-Carpinion zum Fagion, das ans Abieto-Piceion anschließt, eine gegabelte Nebenreihe vom Fraxino-Carpinion über die Erlenauen (Alnion ISSLER non MALCUIT) zu den Pappelauen („Populion albae" TÜXEN 1931) und „Myricarietalia" und über die Erlenbrücher (Alnion glutinosae MALCUIT) zu den Moorwäldern. Auf die von BRAUN, TÜXEN, SILLINGER und VLIEGER vorgenommenen Zusammenfassungen einzelner dieser Verbände zu Ordnungen, wodurch die Hauptreihe recht willkürlich zerlegt wird, einzugehen, verlohnt sich kaum.

Im folgenden beschränke ich mich auf die bisher von KLIKA, MOOR, TÜXEN, DIEMONT u. a. besonders eingehend behandelten „Fagetalia" mit den beiden Verbänden Fraxino-Carpinion und Fagion silvaticae. Die Vernachlässigung der Moose, die z. B. bei MOOR ganz fehlen, macht sich bei der Moosarmut der meisten hierher gestellten Laubwälder weniger störend bemerkbar als bei den Nadelwäldern, doch verdient festgehalten zu werden, daß das von TÜXEN als Ordnungscharakterart der Fagetalia bezeichnete *Atrichum* (*Catharinaea*) *undulatum* als ebenso häufig auch im Piceion diesen Rang viel weniger verdient als mehrere von ihm nicht genannte Arten von denen z. B. MOLENDO 1865, GREBE 1917, HERZOG 1926 und RICHARDS 1928—36 Listen gegeben haben. Die am engsten an *Fagus* und *Acer pseudoplatanus* gebundenen Arten, wie *Zygodon dentatus* und *Tayloria Rudolphiana*, bilden allerdings als Rindenbewohner „eigene Assoziationen"! Dasselbe gilt von den von HÖFLER zu eigenen Assoziationen erhobenen Pilzvereinen, von denen doch viele als sehr stenözische, „treue" Mykorrhizen aufs engste an bestimmte Pineta, Lariceta, Betuleta usw. gebunden sind.

Wie es mit den phanerogamen „Buchenbegleitern" steht, die ja schon 1892/95 HÖCK, 1901 WINKLER, 1923 LAMMERMAYR u. a. auszuscheiden versuchten, haben H. GROSS-CAMERER 1931 und LIPPMAA 1938 gezeigt, für die Carpinetum-Arten E. STAMM 1938. Von den 13 Verbandscharakterarten des Fagion, die MOOR 1938 gelten läßt, hat außer der Buche nur *Veronica montana* ein Areal, das nicht weit über das ihrige hinausgeht. Von den 7 „Fagetum-Ass." MOORS enthalten sie nur 5 (nur 2 mit höherer Präsenz), von den 5 von TÜXEN und DIEMONT gar nur eine und nur noch als „Ordnungscharakterart", wie überhaupt die meisten Buchenbegleiter der

früheren Autoren zu solchen degradiert sind. Ellenberg führt sie für 4 seiner 6 Subass. als Differentialart an. Den Verbandscharakterarten Moors und Tüxens sind außer *Fagus* nur noch *Asperula odorata, Mercurialis perennis, Sanicula, Neottia* und *Elymus europaeus* gemeinsam, die aber alle, wie die von den Vorgenannten gezeichneten Arealkarten zeigen, weit über das Buchenareal hinausgehen. Lippmaa stellt sie und die meisten übrigen Verbands- und Ordnungs-Ch.-Arten zu seiner „Galeobdolon-Asperula-Asarum-Union", die auch in vielen andern Laubwäldern und gewissen Nadelwäldern auftritt und m. E. in mehrere Unionen aufzulösen ist (vgl. Lindquist 1931—38 und Meusel 1935—39).

Ganz ähnlich steht es mit den Charakterarten des Fraxino-Carpinion und im besonderen der Querceto-Carpineta. Von den bei Tüxen und Moor gemeinsamen Ass.-Ch.-Arten (*Carpinus, Ranunculus auricomus, Stellaria holostea, Primula vulgaris* und *Vinca minor*) läßt E. Stamm nur *Carpinus* selbst und dazu 4 im Untersuchungsgebiet seltene Monokotylen gelten, einige weitere nur noch als Verbands-Ch.-Arten. Im „Querceto-Carpinetum medieuropaeum" unterscheiden Faber 1933 und Stamm je 4, Tüxen, Diemont und Ellenberg 8, Moor 13 Ass., dazu noch je 1 aus Frankreich und Böhmen, wogegen er merkwürdigerweise die von Paczoski, Sukatschew, Koshewnikow und vielen andern aus Osteuropa beschriebenen ignoriert. Aus den genannten Arbeiten geht hervor, daß von den Querceto-Carpineta mindestens 4, wenn nicht 5 oder 6 verwandtschaftliche Reihen ausgehen: zu den *Quercus pubescens*-Steppenwäldern, den *Quercus robur*-Linden-Mischwäldern, den Erlenauen und Erlenbrüchern, den Buchenwäldern und (besonders jenseits der osteuropäischen Buchengrenze) den Fichtenwäldern. Also wieder ein Musterbeispiel für mehrdimensionale Beziehungen, die nach Braun (Chron. bot. 1939, 394) stets Mischungen anzeigen sollen!

Schon diese Beispiele zeigen, wie die anfänglich ganz wenigen Piceeta, Pineta, Fageta usw. Brauns, Begers, Aichingers usw. sich in wenigen Jahren vervielfacht haben und immer mehr den von den andern Schulen unterschiedenen Soziationen nähern, von denen z. B. innerhalb der Buchenwälder Lindquist 1931 für Nordeuropa 32, Domin 1932 für Böhmen 34, Sinskaja, Katz, Povarnizyn und Sokolow für den Kaukasus über 40 unterscheiden, die sie zu Serien und Zyklen anordnen. Daß sich mit ihrer Hilfe auch reichgegliederte Tertiärwälder übersichtlich darstellen lassen, zeigt das folgende Schema von S. Sokolow 1936 für die „Zönoökoareale" der wichtigsten Waldkonsoziationen auf kalkarmen Böden der Kolchis:

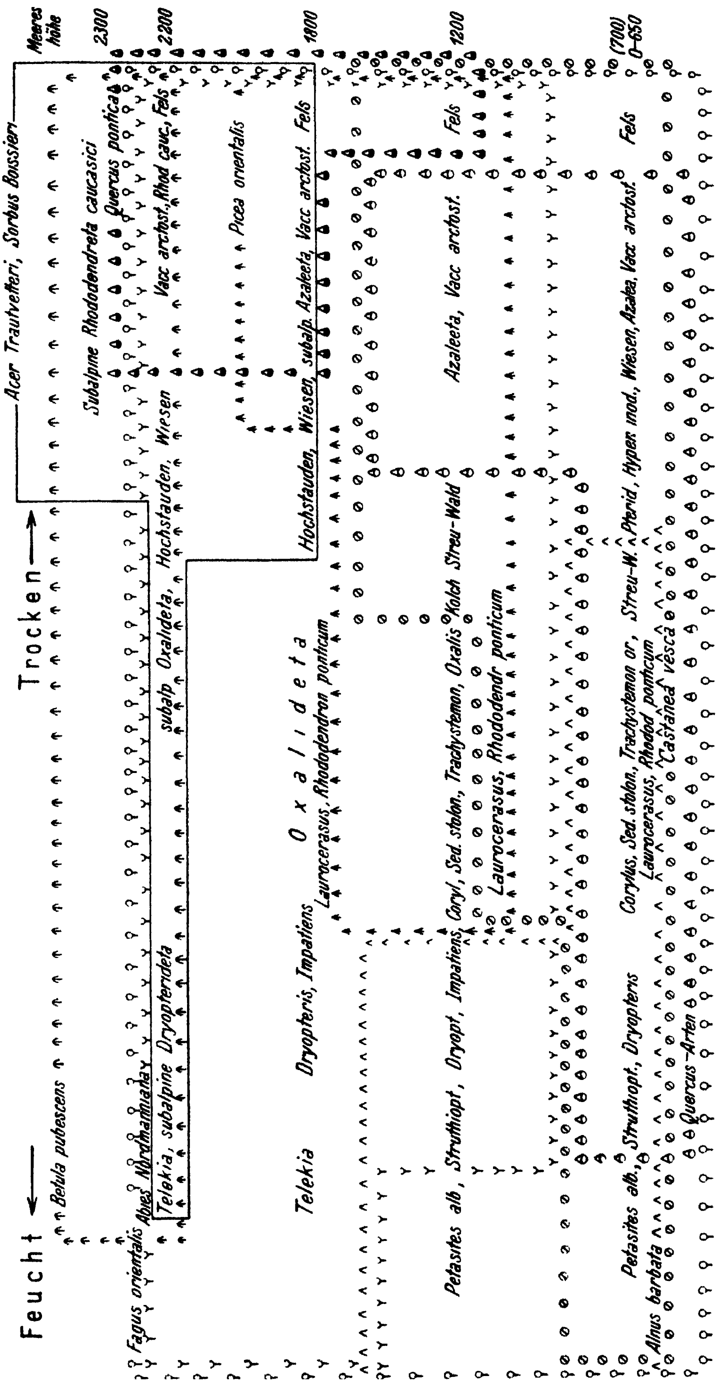


Fig. 5 Schema der Waldsoziationen der Kolchis nach Feuchtigkeit und Höhe (SOKOLOW 1936)

Mit der Vermehrung der Assoziationen und Subassoziationen ist auch der frühere Glaube BRAUNS und TÜXENS, daß jede Assoziation nicht nur Ass.-Ch.-Arten, sondern auch ein bestimmtes Bodenprofil haben müsse, derart ins Wanken geraten, daß TÜXEN und MOOR schon nicht mehr wagen, die sauren Buchenwälder als „Querceto-Betuleta“ zu bezeichnen (s. ELLENBERG 1939, S. 120 u. SCHWIER 1940, S. 28). Ihr Alnetum glutinosae-incanae, Acereto-Fraxinetum, Querceto-Carpinetum und Fagion werden immer mehr zu reinen Konsoziationen, die „regionalen Ass.“, wie Fagetum gallicum, subhercynicum, austro-alpinum, bohemicum und carpaticum zu Komplexen regionaler Fazies verschiedener Isozönosen, die aber noch immer nicht als solche erkannt werden.

Aus der von den Amerikanern entlehnten Klimaxassoziation BRAUNS, an der z. B. AICHINGER noch 1937 festgehalten hat, ist bei TÜXEN und DIEMONT 1937/38 und bei SCHLENKER 1938/39 die „Klimaxgruppe“ und der „Klimaxschwarm“ geworden, d. h. der Soziationskomplex der nordisch-alpinen Schule (die „Hauptzönose“ E. SCHMIDS), was auch SCHLENKER 1938 ausdrücklich bekennt, wobei er die Mißerfolge bei Kartierung nach den „falschen Sukzessionstheorien“ hervorhebt. Bei jeder sorgfältigen Vegetationskartierung in Bergländern ergibt sich das gleiche (s. MEUSEL 1939 und SCHLENKER 1939), wie auch ich bei vielen Kartierungen in verschiedensten Alpengebieten immer wieder gefunden habe. Es ist auch kein Zufall, daß von den vielen aus dem Alpengebiet veröffentlichten Vegetationskarten noch nicht eine einzige nach dem rein floristischen System aufgenommen ist und die meisten Anhänger desselben überhaupt auf genauere Kartierungen verzichtet haben.

Nachtrag

Während der Drucklegung sind u. a. die Festschrift für C. SKOTTSBERG (Acta Phytogeogr. Suec. **13**, 40) mit vielen pflanzengeographisch und auch vegetationssystematisch wichtigen Beiträgen und eine Arbeit SCHWICKERATHS über „Aufbau und Gliederung der europäischen Hochmoorgesellschaften“ (Bot. Jahrb. f. Syst. **71**, 1940) erschienen, in welcher zum erstenmal versucht wird, wenigstens die wurzelnden Hochmoorgesellschaften (einschließlich Moose und Flechten) Europas in ein rein floristisches System zu bringen, das erheblich von den bisherigen W. KOCHS, NORDHAGENS und TÜXENS abweicht. Einleitend werden 6 „Grundsätze“ (Postulate) über die Bedeutung der nochmals weiter gegliederten Charakter- und Differentialarten ohne jede Begründung aufgestellt. Bemer-

kenswert ist das Eingeständnis, daß es sich „bei der Konstantenlehre um die verschiedenartige Beschreibung ein und desselben, zunächst physiognomisch erfaßten Vorfundes" handelt und daß „die nach der Konstantenlehre aufgestellten Elementargrößen einer Vegetationsdecke" meist ohne weiteres auch nach der Charakterartenlehre eingereiht werden können, nicht aber umgekehrt. Verf. meint, daß dies daher komme, daß beide zwar die gleichen analytischen Merkmale, die Charakterartenlehre aber „weitere synthetische Merkmale" besitze, und übersieht ganz, daß diese von vornherein von vielen wichtigen Merkmalen der Struktur, der Lebensformen, der Verteilung in Raum und Zeit abstrahiert und deswegen die meisten ihrer Aufnahmen ein ganz unvollständiges, blasses Bild von den tatsächlichen Verhältnissen geben. Die von ihm auf Grund sehr eng begrenzter eigener Erfahrungen und mangelhafter Auswertung der Literatur (z. B. ohne Kenntnis der Arbeiten von Cajander, Chouard, Godwin, Granlund, H. Gross, N. Katz, W. Koch, F. Koppe, Kulczynski, J. Lid, Nordhagen, Rudolph und vieler anderer Moorforscher) zusammengestellte Tabelle der „Ericeto-Sphagnetalia" mit den beiden Verbänden Ericion tetralicis (mit den Assoziationen Narthecietum, Juncetum squarrosi und Scirpetum caespitosi) und Sphagnion europaeum (mit den „atlantischen Assoziationen" Sphagnetum imbricati und papillosi und den „kontinentalen" Sphagnetum medii et rubelli und fusci), denen die *Sphagna cuspidata*, *Scheuchzeria*, *Rhynchospora* usw. nur als „syngenetische Differentialarten der Initialstadien" und die Arten der Moorwälder nur als solche der „Terminalstadien" angefügt werden, ist ein Musterbeispiel dafür, wohin diese Abstraktion von Struktur, Lebensformen, räumlicher und zeitlicher Verbreitung führt. Nicht einmal die floristische Grundlage ist ausreichend; so werden die ökologisch und geographisch so verschiedenen Arten von *Oxycoccus* und *Empetrum* nicht unterschieden. Bekanntlich reichen ja auch z. B. die in den Alpen und im Baltikum keineswegs „nur noch subassoziationsbildenden" Trichophoreta mit den meisten ihrer Charakterarten weit über das Areal des Ericion tetralicis und alle Assoziationen bzw. fast alle Soziationen des „Sphagnion europaeum" weit über Europa hinaus, wofür Bronsow, Katz, Osvald (zuletzt in der Skottsberg-Festschr.) u. a. viele Beispiele gegeben haben. Die angeblichen „Initialstadien" sind durchaus selbständige, in sehr vielen Fällen erst sekundär infolge Erosion auftretende Soziationen, ebenso die der „Terminalstadien", von denen ja viele bei der Waldbodenversumpfung denen des eigentlichen Hochmoors vorausgehen

Angeführte neuere Literatur

(die ältere bei DU RIETZ 1921, GAMS 1918, LAVRENKO 1940, LINDQUIST 1931, MEUSEL 1939, SUKATSCHEW 1932, TANSLEY 1939 u. a.)

E. AICHINGER, Vegetationskunde d. Karawanken in Pflanzensoz. **2**, 1933; Waldverhältnisse Südbadens, Karlsruhe 1937. — W. ALECHIN in ABDERHALDENs Handb. d. biol. Arb. **11** 6 u. Schr. Univ. Moskau **4**, 1935. — P. ALLORGE, Diss., Paris 1922 und in SCHRÖTER-Festschr., Zurich 1925. — J. u. M. BARTSCH, Vegetationskunde d. Schwarzwalds, Pflanzensoz. **4**, 1940. — H. BEGER in Beil. Jahresber. Nat Ges. Graubünden 1922 und in ABDERHALDENs Handb. **11**, 6 — G. BILYK in J. Inst. Bot. Akad. Ukrain. **20**, 1939. — T W BOCHER in Danske Vid. Selsk. Biol Medd. **15**, 1940. — J. BRAUN-BLANQUET in Arch. sc. phys. et nat., Genf **29**, 1913; Beitr. geobot. Landesaufn d. Schweiz **4**, 1918; Jahrb St. Gall Naturw Ges. **57**, 1921, Vocabulaire de Sociol végét. (mit PAVILLARD) 1922 (2 Aufl 1925), Viertelj. Nat Ges Zürich **70**, 1925; Denkschr Schweiz. Naturf Ges. **63** (mit JENNY) 1926; Pflanzensoziologie 1928, Communic. SIGMA **9**—**45**, 1930—36, Beitr. z. Naturdenkmalpflege XIV **3**, 1931; Beih. Bot Centbl., Erg.-H. 1932; Prodromus der Pflanzengesellschaften (Prodrome des Groupements végétaux) **1**, 1933, **2** (mit H. MEIER) 1934, **3** (mit GAJEWSKI, WRABER u. WALAS) 1936, **5** (mit MOOR) 1939, **6** (mit SISSINGH u. VLIEGER) 1939; Mém. Soc sc nat Nîmes **5**, 1936, Chronica bot **51**, 1939. — H. BROCKMANN, Flora des Puschlav 1907, Einteilung d. Pflanzenges. (mit RÜBEL) 1912. — M BUCHLI in Beitr geobot. Landesaufn d. Schweiz **19**, 1936. — ST. CAIN u. A. SHARP in Amer. Midland Nat. **20**, 1938. — A. K. CAJANDER in Acta forest fenn **1**—**21**, 1909—1922 u. Silva fennica **15**, 1930. — F. CHODAT, Diss, Genf 1924 und in Ber Schweiz Bot. Ges. **46**, 1936. — A U DÄNIKER in Ber. Schweiz Bot Ges **46**, 1936 u **49**, 1939 u Verh Schweiz. Naturf. Ges. (1939) 1940 — W H. DIEMONT in Beih Jahresb. Nat. Ges. Hannover **3**, 1938 (s auch TÜXEN) — K DOMIN in Veröff Geobot. Inst Rübel **8**, 1932 — G. E DU RIETZ, Diss., Upsala 1921; Veröff Geobot Inst Rübel **1**, 1924, ABDERHALDENs Handb. d. biol Arb. **11**, 5, 1930, Sv Bot Tidskr. **30**, 1936; Acta Phytogeogr. Suec. **12**, 1939. — H ELLENBERG in Mitt Flor.-soz. Arb gem. Niedersachsen **5**, 1939. — A. FABER in Biblioth Bot **108**, 1933 u. Verh.ber. Landesgr Württemb d. D. Forstver 1936 — K. FAEGRI in Bot. Review **3**, 1937. — E. FREY in Mitt. Naturf. Ges Bern **6**, 1922, Verh Naturf Ges. Basel **35**, 1923, Bull. Soc. Murith. **54**, 1937 K. FRIEDRICH in Bericht Deutsch. Botan. Gesellschaft **54**—**55**, 1936—37; Pflanzenforschung **22**, 1940. — H GAMS in Bull. Soc. Murith **39**, 1916, Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zurich **63**, 1918, Mikrokosmos **14**, 1921; Spelaol Monogr 1925 (mit MORTON); Beitr geobot Landesaufn. **15**, 1927, Beih. zu FEDDEs Rep **46**, 1927, Manual of Bryol 1932; Ann. bryol **7**, 1934; Abh. Zool. Bot. Ges. Wien **16**, 2, 1936, Manual of Pteridol. 1938; Chronica botanica **5**, 1939; Jahrb d Ver. z. Schutz d. Alpenpfl 1940—41. — R. GRADMANN, Pflanzenleben d. Schwab Alb 1900 (3. Aufl. 1936); Beibl. 99 zu Engl. Bot. Jahrb. 1909. — C. GREBE in Hedwigia **59**, 1917 — E. GROHMANN in Natur u. Heimat, Reichenberg 1934 u. 1936. — H. GROSS-CAMERER in Beih. FEDDEs Rep. **64**, 1931 — A. GROSSHEIM in Isv Ob. Aserbaidsh. **7**, 1929, deutsch in Beitr. Biol d. Pfl. **18**, 1930 — TH HERZOG, Geographie der Moose 1926. — K. HÖFFLER in Ber. D. Bot. Ges **55**, 1938. — I HORVAT in Rad u. Bull. Jugosl. Akad. 1930 u 1931 u. Acta Bot. Inst. Bot Zagreb **9**, 1934 — S HORVATIĆ in Acta Bot Zagreb **5**, 1930, Rad u. Bull. Jugosl. Akad.

1934 u. 1939. — M. M. ILJIN in Sov. Bot. 1937. — E. ISSLER, Les Ass. végét. d. Vosges, Colmar 1924—29 u. Bull. Soc. bot. de France **78**, 1931. — K. JÖNS in Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. **20**, 1934 — M. KASTNER, W. FLÖSSNER u. J. UHLIG in Ber Naturw. Ges. Chemnitz **23**, 1931 u Veröff. Sachs Heimatsch. Dresden 1933—39. — A KALELA in Acta forest. fenn. **48**, 1939 — R. KALLIOLA in Ann. Soc. Zool. Bot Fenn Vanamo **13**, 1939 — N. KATZ in J. Ecol. **14**, 1926, Bull. Mosk. Nat. Ges. 1927; Beih. FEDDEs Rep. **56**, 1929, Ber. D. Bot. Ges. **47**, 1929; Beih. Bot. Cbl. **47**, 1930; Beitr. Bibl. d Pfl. **21**, 1933 — B. KELLER. W oblasti polupustyni 1907 (mit N. DIMO); Pflanzenwelt der russischen Steppen usw. 1923; Zsch. f. Bot. **18**, 1925; Veg. Bilder 1926—30; ABDERHALDENs Handbuch der biolog. Arbeitsmethode **11** (1931) 6; Arb d. Irrigat. Komm 1933—34, Vegetation der Kaspi-Niederung 1936 — J. KLIKA in Beih Bot Cbl. **45**, 1929 bis **60**, 1939; Studia Bot. Čech. **2**, 1939; Preslia **18/19**, 1940 — W. KOCH in Jahrb. St. Gall. Nat Ges. **61**, 1926, Zeitsch. f. Hydrol. **4**, 1928; Ber Schweiz. Bot. Ges. **43**, 1934. — F. KOPPE in Ber. D. Bot. Ges **50**, 1932 — P. KOSHEWNIKOW in Arb. d. Waldinst. Charkow **10**, 1931. — A. KOZLOWSKA in Bull. Acad Polon. 1928 u. Mem. Acad. Polon. 1931. — ST. KULCZYNSKI in Bull. Acad. Polon. 1924 u. 1928. — L LAMMERMAYR in Beih. FEDDEs Rep. **24**, 1923 J LANGERFELDT in Beih FEDDEs Rep. 1939 (116) u. 1940 (121). — E. LAVRENKO u A PROSOROVSKY in Vegetatio URSS. **2**, 1940. — E. LEISCHNER-SISKA in Beih Bot. Cbl. **59**, 1939. — W. LIBBERT in Verh. Bot. Ver Prov Brandenb. **70**, 1928, **74/75**. 1932/33, Mitt flor.-soz Arbeitsgem. Niedersachsen **2**, 1930, Veroff Württemb Landesst. f Natursch **15**, 1939, Beih. z FEDDEs Repert **101**, 1938 u. **114**, 1940.

B. LINDQUIST in Sv Skogsv. Tidskr 1931, Veroff. Geob. Inst Rubel **8**, 1932 u. Acta Phytogeogr Suec. **10**, 1938 — TH LIPPMAA in Acta Inst. Bot. Tartu **3**, 1933, **4**, 1934/35 u. **5**, 1938. — W LÜDI in Beitr z geobot. Landesaufn d Schweiz **9**, 1921 u Bibhoth. Bot. **96**, 1928 G. MALCUIT in Arch. de Bot **2**, 1929 — A MALZEW in Bull. prikl Bot 1908—12 u mehrere russ Bucher 1929—37. — H MEIER in Prodr d. Pflanzenges. **2**, 1934 — E. MESSIKOMMER, Diss., Zurich 1927 u Vierteljahrsschr. Nat Ges. Zürich **73**, 1928 bis **80**, 1935. — H MEUSEL in Beih. Bot. Cbl **53**, 1935, Hercynia **1**—**2**, 1937—39, Zsch. f. d ges Naturwissenschaft 1939 und Bot. Arch. **41**, 1940 — R. MOLINIER in Ann Mus. hist nat. Marseille **27**, 1935 und Commun. SIGMA **43**, 1935. — M. MOOR in Beitr geob Landesaufn. **20**, 1936. Prodr **4**, 1937 und Ber Schweiz Bot Ges. **48**, 1938 — R. NORDHAGEN in N Mag. f Naturv **57**, 1919. Norske Vid Akad. Skr. (1927) 1928 und Bergens Mus Årbok 1936 und 1940 — E OBERDORFER in Mitt. Bad Landesver. f. Naturk. **3**, 1934 und Beitr z. naturk Forsch. Südwestdeutschl. **1**—**3**, 1936—38 — J PACZOSKI, Mehrere russ Arbeiten. Cherson 1917—23. Lasy Bialowiezy, Posen 1930. — K H PAFFEN in Beitr. Landesk der Rheinlande **3**, 3, 1940 — H PALLMANN und P HAFFTER in Ber. Schweiz. Bot. Ges **42**, 1933. — B. PAWLOWSKI und Mitarbeiter in Bull Acad. Polon. 1927—28 u 1935. — J. PODPĚRA in Prirody a školy **6**, 1907, Publ Univ. Masaryk Brünn **27**, 1923, Veröff. Geob. Inst. Rubel **3**, 1925 u Sbornik mat-prir. kursu Brünn 1931. — K. PREIS in Beih Bot Cbl. **59**, 1939. — H ROLL in Arch. f. Hydrobiol. **34**, 1938; Beih. 111 zu FEDDEs Rep. 1939, Bot. Jahrb **70**, 1939/40, Arch f. Hydrol. Suppl. **11**, 1940. — E RUEBEL, Monogr des Berninagebietes 1912; Pflanzengesellschaften der Erde 1930, SETCHELL-Festschrift 1936. — F. SAMBUK in Arb. der Polarkomm **6**, 1931 und Arb. d. Bot. Mus. d. Akad. **24**, Leningrad 1932. G SAMUELSSON in Acta

Phytogeogr. Suec. **6**, 1934. — F. SAUER in Arch. f. Hydrobiol. Suppl. **6**, 1937. — A. P. SCHENNIKOW in Isv. Gl Bot. Sada **26**, 1927, Sov. Bot. 1935 u. Vegetatio URSS. **1**, 1938. — G. SCHLENKER in Veröff. Württemb. Landesst. f. Natursch. **15**, 1939. — E. SCHMID in Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz **21**, 1936. — A. SCHUMACHER in FEDDES Repert. **47**, 1939. — FR. SCHUSTLER, Diss. Prag 1918 und Vestn. 1. Tschech. Bot. Kongr. 1922. — M. SCHWICKERATH in Beitr. z. Naturdenkmalpfl. **14**, 1931, Engl. Bot. Jahrb. **65**, 1932; Aachener Beitr. z. Heimatk. **13**, 1933; Silva **22**, 1934, Ber Deutsch. Bot. Ges. **58**, 1940. — H. SCHWIER in Hercynia **3**, 1940. — H. AV SEGERSTAD, Sydsvenska Florans växtgeografiska huvudgrupper, Malmö 1924; Arkiv f. Bot **27** A, 1935 — P. SILLINGER in Veröff. Slov.-ruthen. Abt. d. Slaw. Inst. Prag **6**, 1933 u. Stud. Bot. Čech **2**, 1939. — J. ŠIMR in Jahrb. Naturh. Mus. Prag 1938. — E M. SINSKAJA in Bot. J. USSR. **17**, 1934. — S SOKOLOW. W. POVARNIZYN u. a., Abchasia. Akad. Verl Moskau 1936 — R. Sóo in Forschungsarb. Ungar. Inst. Berlin 1927, Arb. Ung. Forschungsinst Tihany 1930—32, Bot. Közlem. **30**, 1933, Denkschr. Ung. Akad. **53**, 1935, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1936 und N. Acta Leopold. Halle **9**, 1940. V. SOTSCHAVA in Bot. J. USSR. **15**, 1930 — E. STAMM in Beitr. z. geobot. Landesaufn. d. Schweiz **22**, 1938. W. N. SUKATSCHEW, Mehrere russ. Arbeiten 1910—27; Ber. D. Bot. Ges **47**, 1929, ABDERHALDENS Handb. XI **6**, 1932; Dendrologia 1934, 2. Aufl. 1938; Festschr. f. KOMAROV 1939; Veget. USSR. (im Druck). — J. SUZA in Beih. Bot. Cbl. **53**, 1935 u. Acta Bot Bohem. **12**, 1938 — A G TANSLEY, The British Islands and their Vegetation. Cambridge 1939. — I. T. TARNAVASCHI in Bul Fac. st. Černauti **12**, 1938 E TOPA, ebenda **13**, 1939. — R. TÜXEN in Jahrb. Geogr Ges. Hannover (1929) 1930; Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen **1**—**3**, 1928—1937. Mitt Naturw. Ver Osnabrück **23**, 1936 (mit H DIEMONT) und Jahresber. Naturhist Ges. Hannover 1937 (mit H DIEMONT). — A. VAARAMA in Ann Bot. Soc. Bot Zool. Fenn. Vanamo **13**, 1938 — J. VLIEGER in Mitt flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen **3**, 1937. — D. M. DE VRIES in Nederl. Kruidk Arch. (1925) 1926 u. (1926) 1927, Diss. Amsterdam 1929; Jahrb. Weidewirtsch. u. Futterbau **12**, 1936 Chron. bot IV **2**, 1938 u. Rec Trav bot. néerl. **36**, 1939 — H. WALTER in Fortschr d. Bot. **1**—**6**, 1932—37 u. **8**—**9** 1939—40 — J WASSILJEW u W POVARNIZYN, Angara-Exped 1931, Leningrad 1933- 34. — H L WULFF in Jahrb. f wiss Bot **84**, 1937 u Ber D. Bot. Ges. **55**—**57**, 1937—39 — A ZLATNIK in Arb. d. K Böhm Wiss Ges Prag 1928 — L. ZOBRIST in Beitr z geobot Landesaufn d Schweiz **18**, 1935

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg und dem Botanischen Garten der Stadt Köln)

Chlorophyll- und Carotinoidbestimmungen von Süßwasseralgen

Von A. Seybold, K. Egle und W. Hülsbruch

Inhaltsübersicht

I. Einleitung

Seit einigen Jahren haben wir gelegentliche Funde von Süßwasseralgen mittels der chromatographischen Methode auf Chlorophylle und Carotinoide untersucht. Nachdem wir während eines längeren Aufenthaltes auf Helgoland quantitative Chlorophyll- und Carotinoidbestimmungen von Meeresalgen ausgeführt haben (Seybold und Egle 1938), lag es nahe, solche Untersuchungen auch auf Süßwasseralgen auszudehnen. Im Laufe der Zeit gelangten etwa 30 verschiedene Arten aus den verschiedensten Algenklassen zur Untersuchung, wobei uns mehrere Kollegen hilfsbereit frisches Algenmaterial überließen. Unseren Dank hierfür möchten wir auch an dieser Stelle den Herren Prof. Dr. Pascher, Prof. Dr. Ruttner, Prof. Dr. Spek, Prof. Dr. Thienemann, Prof. Dr. W. Troll, Prof Dr. Montfort, Dr. Tauböck, Dr. Moewus und Dr. Orth aussprechen. Ohne diese Mithilfe wäre es uns nicht möglich gewesen, die Untersuchung auf breite Basis zu stellen. Obwohl wir aus fast allen Algenklassen eine oder mehrere Arten analysieren konnten, möchten wir doch die vorliegende Mitteilung nur als einen Anfang der Pigmentanalysen der Süßwasseralgen gewertet wissen, da die bisherigen Resultate nur erste Anhaltspunkte für die vergleichende Pigmentphysiologie ergeben können. Welche Schlüsse sich sodann daraus für die Systematik und Phylogenie ziehen lassen, mag zunächst dahingestellt bleiben; daß sich neue Gesichtspunkte für beide Forschungszweige ergeben, werden wir im letzten Abschnitt erörtern.

Ehe wir unsere Versuchsergebnisse mitteilen und die für die vergleichende Pigmentphysiologie dienlichen Literaturangaben her-

anziehen, seien einige allgemeine Bemerkungen über die Chlorophylle und Carotinoide bei Algen vorausgeschickt.

In seinem grundlegenden Buch: Morphologie und Biologie der Algen schrieb Oltmanns (1923, 3. Bd., S. 35): „Die Farbstoffe der Chromatophoren zu behandeln, erschien in der ersten Auflage dieses Buches noch recht dornenvoll, heute ist die Sache dank den Untersuchungen von Willstätter und Stoll u. a. erheblich vereinfacht." „Die grünen Algen führen das Chlorophyll a und b ungefähr in demselben Verhältnis wie die höheren Pflanzen; dazu kommen die Carotinoide: Carotin und Xanthophyll." Im Bann der ersten von Willstätter und Stoll ausgeführten Pigmentanalysen mariner Algen hat wohl auch Boresch (1932) folgende Formulierung gewählt: „Soweit bisher untersucht, sind die in Algen vorkommenden Chlorophyllkomponenten dieselben wie die in höheren Pflanzen gefundenen. Unterschiede gegenüber diesen bestehen nur im Mengenverhältnis der Chlorophylle a und b, im Verhältnis der grünen Farbstoffe zu den gelben und im Pigmentgehalt der Trockensubstanz." Ebenso hält Schussnig (1938) an der Identität der Chlorophyllzusammensetzung bei Algen und höheren Pflanzen fest: „Die Assimilationsfarbstoffe oder Pigmente geben den Plastiden die für die jeweilige Organismengruppe charakteristische Färbung, der im allgemeinen auch eine systematische Bedeutung zukommt. Die grüngefärbten Flagellaten, die Chlorophyceen und die Heterokonten führen in ihren Chloroplasten im wesentlichen dieselben Pigmentfarbstoffe wie die grünen Landpflanzen, nämlich das Chlorophyll a und das Chlorophyll b. Auch im Mengenverhältnis dieser beiden Chlorophylle dürften gegenüber den höheren Landpflanzen keine wesentlichen Unterschiede vorhanden sein."

Die angeführten Zitate beziehen sich vornehmlich auf die grünen Algen, indessen durch Stokes, Sorby, Tswett, Wilschke, Dhéré, Marchlewski, Willstätter und Stoll u. a. bereits darauf hingewiesen wurde, daß in Braun- bzw. Rotalgen das Chlorophyll b nur in geringer Menge vorhanden oder völlig fehlend sei. Neuerdings haben Fischer und Breitner (1936) in Rotalgen kein Chlorophyll b gefunden und unsere eigenen Analysen, die wir mit frischen Helgoländer Algen ausführten (Seybold und Egle 1938), sicherten endgültig das Ergebnis, daß Rhodophyceen, Phaeophyceen, Diatomeen und Cyanophyceen nur die Chlorophyllkomponente a besitzen.

Die Befunde, daß frische grüne Meeresalgen auf Grund unserer Analysen dasselbe Komponentenverhältnis der beiden Chlorophylle

wie phanerogame Submerse aufweisen, und Rot-, Braun-, Kiesel- und Blaualgen nur Chlorophyll a enthalten, waren an sich recht interessant, eine vergleichende Untersuchung der Pigmente der Süßwasseralgen erschien aber wenig verlockend, da kaum andere Resultate zu erwarten waren. Doch schon sehr bald zeigte es sich, daß unsere Analysen von Süßwasseralgen mehr als eine bloße Erweiterung der an marinen Algen gewonnenen Erkenntnisse waren, weil wider Erwarten gewisse „grüne Algen" auch nur Chlorophyll a und kein Chlorophyll b enthielten. Das Aufsuchen von grünen „Chlorophyll-a-Algen" ist damit eingeleitet worden. Zunächst schien es nicht abwegig, auch nach „Chlorophyll-b-Algen", denen die Komponente a fehlte, zu suchen, obwohl bislang keine solche Feststellung oder Vermutung vorlag. Daß das Suchen nach Chlorophyll-b-Algen vergeblich sein mußte, soll in einer anderen Arbeit begründet werden.

Bei unseren hier mitgeteilten Analysenresultaten verzichteten wir auf die Wahl irgendeiner Bezugsgröße wie Frisch- oder Trockengewicht. In den wenigsten Fällen standen uns solche Algenmengen zur Verfügung, daß wir, wie bei den Meeresalgen, die Pigmentmengen auf das Trockengewicht hätten beziehen können. Frischgewichtsangaben sind bei Algen stets unsicher, während die Bezugnahme auf die Fläche bei den meisten Süßwasseralgen gänzlich ausgeschlossen ist. Der Schwerpunkt der Untersuchung ist damit auf die Verhältniszahlen von Chlorophyll a : b und von Xanthophyll : Carotin, sowie auf das molekulare Verhältnis der grünen zu den gelben Pigmenten verlagert.

Schließlich ist hier noch zu erwähnen, daß zur Gewinnung unanfechtbarer Analysenresultate reines Algenmaterial die erste Voraussetzung war. Gewisse, zufällig angetroffene „Wasserblüten" und gelungene „Rohkulturen" genügten dieser Forderung, da farblose Bakterien die Pigmentanalysen nicht beeinträchtigten. Ganz geringe Beimengungen einer anderen Algenart verzerren im allgemeinen das Ergebnis einer Analyse nicht, können jedoch in besonderen Fällen eine klare Entscheidung einer Streitfrage vereiteln.

II. Analysenergebnisse

a) Cyanophyceen. GEITLER (1932) faßt die Kenntnisse über die Farbstoffe der Blaualgen, soweit sie hier interessieren, kurz folgendermaßen zusammen:

„Als Assimilationspigmente treten neben Chlorophyll zwei wasserlösliche Eiweißfarbstoffe auf: das blaue bis violette Phykocyan

und das rote Phykoerythrin. Als Begleitfarbstoffe des Chlorophylls sind wohl immer Karotine vorhanden. Phykozyan dürfte in allen Cyanophyceen enthalten sein; Phykoerythrin scheint dagegen in vielen Fällen zu fehlen. Durch die optische Mischung des gelbgrünen Chlorophylls mit dem blauen Phykozyan entsteht der für viele Cyanophyceen charakteristische blaugrüne oder ‚spangrüne' Farbton."

Über das Chlorophyll konnte GEITLER keine genauere Angabe machen als die, daß er es gelbgrün nennt. SORBY (1873) hat bei *Oscillatoria* neben Chlorophyll a mehr oder weniger große Mengen von Chlorophyll c (= Chlorofucin) angegeben. Daß diese Farbkomponente ein Abbauprodukt von Chlorophyll a darstellt und in frischen Blaualgen nicht vorkommt, ist durch verschiedene Untersuchungen sichergestellt. Aus *Nostoc*-Rasen und endophytischen *Nostoc*-Kolonien von *Gunnera* und *Cycas* konnten wir, wie wir bereits früher mitteilten (SEYBOLD und EGLE 1937), nur Chlorophyll a gewinnen, desgleichen auch aus Büscheln der marinen *Rivularia* (SEYBOLD und EGLE 1938). Eine erneute Prüfung von *Oscillatoria princeps* (Wasserblüte eines Teiches bei Heidelberg-Leimen) führte zu demselben Resultat, so daß es sehr wahrscheinlich ist, daß alle Cyanophyceen an Chlorophyll nur die Komponente a enthalten.

Was die Carotinoide anlangt, so haben wir in unserer Arbeit von 1937 die unrichtige Angabe gemacht, daß bei den Cyanophyceen von den Carotinoiden nur Carotin β, das stark vorherrscht, vorhanden sei. Indem wir den Schwerpunkt auf das Fehlen von Xanthophyll legten, erfolgte diese inkorrekte Angabe. Bei *Rivularia*, einer marinen Blaualge, haben wir auf einige gelb bis rötlich adsorbierte Carotinoide neben Carotin hingewiesen. Diese sind von KYLIN (1927) bereits kapillaranalytisch nachgewiesen worden. TISCHER (1938) hat inzwischen mehrere Carotinoide der Blaualge *Aphanizomenon* eingehend untersucht.

b) Flagellaten. Aus einer allgemeinen Charakterisierung der verschiedenen Flagellatenordnungen, die PASCHER (1913) in der Einleitung zur Darstellung dieser Klasse gegeben hat, läßt sich folgende, für unsere Arbeit wichtige Übersicht gewinnen (Tabelle 1).

Von den Flagellaten konnten wir bisher nur wenige Arten untersuchen. *Chromulina Rosanoffii* (*Chrysomonadinae*), die aus einem Wasserbecken eines Gewächshauses des Botanischen Gartens in Köln stammte, wies neben einigen Carotinoiden nur Chlorophyll a auf. *Peridinium tabulatum*, aus einem Tümpel bei Köln-Thielenbruch, enthielt ebenfalls außer einigen Carotinoiden nur die Kom-

Tabelle 1

Flagellatengruppen:	Farbe der Chromatophoren
Chrysomonadinae	braun, seltener grünlich oder blaugrün
Cryptomonadinae	braun, selten grün bis blaugrün und rot
Dinoflagellatae	braun, blaugrün und gelbgrün
Heterochloridales	gelbgrün
Chloromonadinae	maigrün
Eugleninae	chlorophyllgrün, blaugrün
Volvocales	chlorophyllgrün

ponente a, während wir in *Volvox* und *Chlamydomonas* beide Chlorophylle in einem normalen Verhältnis vorfanden (s. Tab. 2). Bei *Euglena gracilis* konnten wir einwandfrei neben Chlorophyll a geringe Mengen von Chlorophyll b nachweisen (a/b = 9—25!). Da unsere Analysen mit Reinkulturen, die Herr Dr. Tauböck uns zur Verfügung stellte, ausgeführt wurden, kann die Ausbildung von Chlorophyll b bei *Euglena* nicht bezweifelt werden. Die Reinkulturen der *Euglena* gehen auf Stammkulturen von Prof. Czurda-Prag zurück. Einer besonderen Untersuchung muß es vorbehalten bleiben zu erfahren, woran es liegt, daß der Chlorophyllquotient der Euglenen so große Schwankungen aufweist.

Tabelle 2

	$\frac{a}{b}$	$\frac{x}{c}$	$\frac{a+b}{x+c}$	
Chlamydomonas sp.	3,8	6,0	1,96	Wasserblüte, Teich b. Bot. Inst.
Chlamydomonas sp.	4,7	11,4	1,22	Reinkultur Dr. Moewus
Volvox sp.	3,3	5,4	3,2	Teich d. zoolog. Inst. Heidelberg

So spärlich unsere Flagellaten-Untersuchungen auch sind, so glauben wir doch aus der Tabelle 1 entnehmen zu können, daß die Angabe von der „blaugrünen" Chromatophorenfarbe darauf hindeutet, daß die betr. Arten nur Chlorophyll a und kein oder nur wenig Chlorophyll b enthalten. Sobald die Carotinoide mengenmäßig hinter Chlorophyll a zurücktreten, kommt ein blaugrüner Farbeindruck zustande, der bei Anwesenheit größerer Mengen von Chlorophyll b nicht vorhanden ist. Aus diesem Grunde scheint es uns ziemlich sicher, daß mehrere Flagellatengruppen nur Chlorophyll a neben den Carotinoiden und anderen Farbstoffen enthalten. Wie wir später sehen werden, kann man annehmen, daß innerhalb der Flagellaten eine „Gabelung" des pflanzlichen Stammbaumes

hinsichtlich des Chlorophylls eintrat, und zwar in Formenkreise, die nur Chlorophyll a, und solche, die Chlorophyll a und b besitzen.

Aus der Literatur lassen sich sonst kaum sichere Anhaltspunkte für unsere Frage gewinnen. Für die Peridineen gibt Lindemann (1928) allerdings folgendes an: „Die typische Farbe der Chromatophoren ist gelbbraun, indessen finden wir hellgelbe bis dunkelbraune, ja sogar grüne und blaue. Indessen darf ausschließlich diese Farbe nicht etwa zur Abgrenzung von Arten verwendet werden, da sie individuell wechselt. *Gymnodinium aeruginosum* Stein zeigt stets blau-(span-)grüne Färbung." Diese Bemerkung erhärtet unser Analysenergebnis, daß die Dinoflagellaten neben mehreren Carotinoiden nur Chlorophyll a führen.

Die Carotinoide der Peridineen, die bereits Schütt (1890) mit den damals verfügbaren Mitteln eingehend untersuchte, bedürfen einer erneuten besonderen Untersuchung. Aus *Peridinium tabulatum* konnten wir Carotin β, Xanthophyll und ein fucoxanthinähnliches Carotinoid chromatographisch isolieren. Letzteres setzt sich wahrscheinlich wie das Xanthophyll aus einigen Isomeren zusammen.

c) Chrysophyceen. Von den nichtmonadoiden Vertretern dieser Gruppe stand uns bisher nur eine Art, *Hydrurus foetidus*, in Reinmaterial (das Herr Prof. Ruttner-Lunz uns übermittelte) zur Verfügung. Wir fanden darin neben einigen Carotinoiden nur Chlorophyll a. Bereits Wilschke (1914) hatte das Fehlen von Chlorophyll b beobachtet, jedoch noch eine Chlorophyllkomponente c angegeben, die in unseren Analysen nicht auftrat und offensichtlich ein Abbauprodukt von Chlorophyll a ist (s. S. 242).

d) Heterokonten. Pascher (1937, S. 105), der die Heterokonten monographisch behandelt, macht hinsichtlich der Farbstoffe dieser Algenklasse folgende Bemerkung:

„Über die Farbstoffe der Heterokonten-Chromatophoren sind wir nur wenig unterrichtet. Einer eingehenderen Untersuchung wurden sie bis jetzt noch nicht unterworfen. Es kommen wie immer Chlorophylle, Karotine und Xanthophylle bzw. Hämatochrome vor.

Ob aber das Chlorophyll der Heterokonten Chlorophyll a und Chlorophyll b in denselben Mengenverhältnissen aufweist wie die Grünalgen oder die höheren Pflanzen, wissen wir nicht. Ich neige zur Meinung, daß bei den Heterokonten ein ähnliches Mengenverhältnis vorliegt wie bei den Phaeophyceen, der einzigen Algengruppe, die daraufhin untersucht wurde und bei der sich ein von den grünen Pflanzen abweichendes Verhältnis von Chlorophyll a

und b feststellen ließ. Dieses Mengenverhältnis dürfte auch bei den Diatomeen und Chrysophyceen vorkommen.

Im allgemeinen besitzen die Heterokonten einen größeren Gehalt an Karotinen. Mit Salzsäure behandelt, schlagen die Chromatophoren oft deutlich nach Blaugrün um. Dieser Umschlag, dessen Intensität schwankt, ist bei den Chromatophoren der Chlorophyceen im allgemeinen nicht zu erzielen. Es gilt allerdings diese Regel vom Farbumschlag nicht allgemein."

Der Farbumschlag gewisser Heterokonten nach blaugrün bei Einwirkung von Säuren, der wohl zuerst von Bohlin (1897) beobachtet wurde, deutet vielleicht schon darauf hin, daß nur Chlorophyll a vorhanden ist und Chlorophyll b fehlt. Vermutlich kommt der Farbumschlag dadurch zustande, daß das blaugrüne Chlorophyll a in den Plastiden weniger stark abgebaut wird als die Carotinoide, so daß das Chlorophyll a bei mehr oder weniger starker Zerstörung der gelben Farbstoffe zum Vorschein kommt. Wenn es sich bei der Blaufärbung um eine Carotinoidreaktion handelte, dann mußten auch die Chlorophyceen diesen Farbumschlag bei Säureeinwirkung zeigen Übrigens tritt die Blau-Reaktion der Carotinoide mit Salzsäure nur ein, wenn etwas Phenol oder Thymol hinzugefügt wird. Die Plastiden der Heterokonten zeigen aber in der Regel bei Einwirkung von Salzsäure ohne die Anwesenheit von Phenol oder Thymol den charakteristischen Farbumschlag nach blaugrün. Eine endgültige Klärung dieser Frage bedarf allerdings noch einer speziellen mikrochemischen Untersuchung.

Kulturen von *Vischeria stellata* und *Polyedriella*, die auf W. Vischer-Basel zurückgehen, stellte uns Herr Prof. Pascher für unsere chromatographischen Analysen zur Verfügung. In der Tat wiesen die beiden Algen nur Chlorophyll a auf, ebenso *Botrydium*, das wir von zwei verschiedenen Standorten untersuchen konnten.

e) Diatomeen. Wilschke (1914) gibt auf Grund seiner fluoreszenz-spektroskopischen Beobachtungen für die Kieselalgen *Nitzschia*, *Diatoma* und *Melosira* neben dem Chlorophyll c nur Chlorophyll a (Seybold und Egle 1938) neben mehreren Carotinoiden an. Aus einem aus mehreren Arten bestehenden Kieselalgengemisch eines Süßwasserbeckens ließ sich außer den Carotinoiden auch nur Chlorophyll a isolieren. Während Kohl (1906) die Chlorophyllspektren der Diatomeen und der höheren Pflanzen für identisch hält, erscheint es uns wahrscheinlich, daß alle Diatomeen nur Chlorophyll a enthalten. Die gelben Farbstoffe der Kieselalgen

bedürfen einer speziellen Untersuchung. Unsere Analysen ergaben, daß neben Carotin und Xanthophyll mindestens ein oder zwei fucoxanthinähnliche Carotinoide auftreten.

f) Chlorophyceen. Das Chlorophyll der Chlorophyceen wird allgemein als übereinstimmend mit dem der höheren Pflanzen angesehen. PRINTZ (1927, S. 4) schreibt z. B.:

„Was den Chromatophorenfarbstoff der rein grünen Chlorophyceen betrifft, so läßt sich das Chlorophyll ohne weiteres mit dem Phanerogamenchlorophyll identifizieren; sie führen das Chlorophyll a und b ungefähr in demselben Verhältnis wie die höheren Pflanzen; dazu kommt, wie üblich, Karotin und Xanthophyll. Bei den Heterokonten sind die Chromatophoren von einer charakteristischen gelbgrünen Farbe, was auf starker Beimengung der gelben Farbstoffe Karotin und Xanthophyll zu dem normalen Chlorophyll beruht. Wenn man diese gelben Farbstoffträger mit irgendeiner anorganischen Säure behandelt, nehmen sie einen bläulichen Farbton an, während die übrigen Chlorophyceen diesen Umschlag nicht zeigen. Diese Reaktion ermöglicht es, die Heterokonten sofort zu identifizieren."

Bei den Heterokonten, die PRINTZ als eine besondere Abteilung der Chlorophyceen ansieht, greift er also auch auf den oben erwähnten Farbumschlag bei Säurebehandlung zurück. Daß die Chlorophyllanalysen die Einreihung der Heterokonten bei den Chlorophyceen nicht rechtfertigen, sei nur nebenbei erwähnt. Wie die Tabelle 3 zeigt, weisen alle bisher untersuchten Chlorophyceen neben Carotin und Xanthophyll Chlorophyll a und b auf, während die Heterokonten nur Chlorophyll a besitzen. Von dieser durchgängigen Unterscheidung macht nur *Vaucheria* eine Ausnahme.

In unserer 1937 erschienenen Arbeit haben wir für *Vaucheria* einen Quotienten a/b = 28,1 angegeben. MONTFORT (1939) konnte bei Untersuchung der reinen *Vaucheria*watten aus dem Arterner Solgraben jedoch kein Chlorophyll b feststellen. Herr Prof. MONTFORT hatte die Freundlichkeit, uns *Vaucheria* aus dem Arterner Solgraben zu senden. Bei diesem Material fanden wir ebenfalls keine Spur von Chlorophyll b. Der Befund, daß *Vaucheria* nur Chlorophyll a enthält, während wir bei anderen Siphonalen wie *Caulerpa* und *Codium* Chlorophyll b in reicher Menge antrafen, wird uns noch an anderer Stelle beschäftigen (s. auch S. 251).

Die für *Caulerpa* (1937) mitgeteilten Quotienten a/b, die unter 2 liegen, entsprechen nicht den wirklichen Verhältnissen. Wie wir bereits 1938 nachgewiesen

haben, wird bei der Versendung von Algen Chlorophyll a starker als Chlorophyll b abgebaut. Wenn auch die Quotienten a/b von Caulerpa und Codium nicht richtig angegeben wurden, so ist die Tatsache, daß diese Algen neben Chlorophyll a auch Chlorophyll b enthalten, erwiesen, während *Vaucheria* kein Chlorophyll b besitzt.

In der Tabelle 3 sind die Quotienten der einzelnen Farbstoffkomponenten der bisher von uns untersuchten Chlorophyceen angegeben. Je nach dem Standort, dem Entwicklungszustand und der genetischen Konstitution liegen die Quotienten verschieden hoch.

Tabelle 3

	a/b	x/c	(a+b)/(x+c)	Farbe	
Chlorococcum humicolum	3,7	50.0	0,51	gelb	Sandsteinüberzug Neckartal
Chlorococcum sp.	2.75	7,2	3,1	grün	Wasserbecken Botan. Institut
Hydrodictyon utriculatum	3.02	8,1	2,2	grün	Botan. Institut Heidelberg. Kultur
Tetraspora gelatinosa	2.3	11,4	2,7	grün	Graben im Eifgenbachtal oberh. der Neuen Mühle
Ulothrix sp	2.4	6,2	2,4	hellgrün	Tümpel, Lampertheim
Prasiola crispa, stat. Hormidu	5,4	8,5	2,0	hellgrün	An Fagus-Stämmen, Rabenlay-Kuckstein (Siebengeb.)
Stigeoclonium sp	4,75	4.8	2.5	grün	Siebenmühlental Heidelberg, sonnig
Chaetophora elegans	4.3	10,6	1,5	hellgrün	Rinnsal bei Hindelang, sonnig
Trentepohlia aurea	2,1	—	—	rotorange	Mauer der Bergbahn zum Königstuhl
Oedogonium sp.	3.6	6,1	3,2	dunkelgrün	Teich Botan. Garten Heidelberg
Cladophora glomerata	2.0	5,7	3,5	grün	Tümpel Lampertheim
Vaucheria sp.	nur a	5,0	3,5	dunkelgrün	Arterner Solgraben
	nur a	7,6	2,4		
	nur a	6,3	1,4	hellgrün terrestrische Form	Botan. Institut Heidelberg, wildwachsend a. Blumentopf

g) Conjugaten. Den Jochalgen sind, soweit wir sie bisher untersuchen konnten, beide Chlorophyllkomponenten eigen (s.

Tab. 4). Egle (1937) hat für *Spirogyra* eine Abhängigkeit der Quotienten a/b vom Lichtfeld nachweisen können. *Spirogyra* und *Zygogonium* verhalten sich hinsichtlich der Komponentenverhältnisse der beiden Chlorophylle wie die höheren Pflanzen.

Tabelle 4 (Spirogyra-Werte nach Egle)

	$\frac{a}{b}$	$\frac{x}{c}$	$\frac{a+b}{x+c}$	
Spirogyra sp.	4,14	8,6	1,86	Sonnenstandort, obere Wasserschicht
	3,27	5,8	2,66	desgl., untere Wasserschicht
	3,27	7,9	1,89	Blauschattenstandort, obere Wasserschicht
	2,88	5,6	2,83	desgl., untere Wasserschicht
Zygogonium ericetorum	4,7	8,2	2,78	Hildener Heide bei Haan (Rheinland), austrocknende Moorschlenke

h) Characeen. *Chara* und *Nitella* weisen ebenfalls, wie die Tabelle 5 zeigt, beide Chlorophyllkomponenten auf. Woran es liegt, daß der Quotient a/b bei *Nitella*, die in einem klaren Waldtümpel wuchs, verhältnismäßig groß ist, können wir vorderhand nicht sagen. Vielleicht liegt es daran, daß bei dieser Art das Chlorophyll sich langsam ausbildet, wobei gemäß unseren Erfahrungen bei ergrünenden Organen das Chlorophyll a dem Chlorophyll b vorauseilt (Seybold und Egle 1938a).

Tabelle 5

	$\frac{a}{b}$	$\frac{x}{c}$	$\frac{a+b}{x+c}$	
Chara	2,34	2,4 8	2,41	Tümpel, Botan. Garten, Heidelberg
Nitella (opaca?)	5,3	6,0	2,1	Tümpel im Wald Lohmar-Stallberg (b. Siegburg)

i) Phaeophyceen. Als einzige Art kam von den Süßwasserbraunalgen *Pleurocladia lacustris* aus dem Plöner See zur Untersuchung. Wie die marinen Phaeophyceen wies diese Alge außer den 3 Carotinoiden: Carotin, Xanthophyll und Fucoxanthin nur Chlorophyll a auf. Im Gegensatz zu den von uns untersuchten marinen Braunalgen ist *Pleurocladia* relativ arm an Chlorophyll, da der Quotient $\frac{a}{x+c+f} = 1{,}1$ ist, während er bei den Helgoländer Braunalgen zwischen 2,2 und 4,1 liegt. Der Quotient $\frac{x+f}{c} = 6{,}9$

entspricht den Werten, wie sie bei marinen Arten auftreten (SEYBOLD und EGLE 1938, Tab. 9).

k) Rhodophyceen. Für die marinen Rotalgen kann es als endgültig erwiesen gelten, daß sie nur Chlorophyll a besitzen. SORBY (1873) hat diesen Algen bereits die Chlorophyllkomponente b abgesprochen, allerdings eine weitere Komponente c angegeben. Daß es sich hier um ein Derivat von Chlorophyll a handelt, steht außer Zweifel. FISCHER und BREITNER (1936) machten hinsichtlich des Chlorophylls der Rhodophyceen eine wichtige Bemerkung: „Weiterhin wurden 3 Algenarten auf ihren Chlorophyllgehalt untersucht, und zwar *Asacusa-Nori*[1]), *Bangia fuscopurpurea* und *Polysiphonia*. Erstere Algenart ist das in Japan übliche Handelspräparat, die beiden letztgenannten wurden in frischem meerwasserhaltigem Zustand untersucht." „Geringe Mengen von Chlorophyll b — höchstens 5 Prozent — bei Phaeophyceen sind schon von WILLSTATTER und STOLL beobachtet worden. In den 3 obengenannten Algen ergab sich keine Spur von Chlorophyll b, und es wäre von Interesse, ob bei Züchtung dieser Algen unter veränderten Lebensbedingungen vielleicht doch die Bildung von Chlorophyll b bewirkt werden könnte." In der zusammenfassenden Darstellung seiner Chlorophyllforschung drückt sich FISCHER (1940, S. 28) über die Frage des Chlorophylls b in Rotalgen weniger bestimmt aus „R. WILLSTATTER und seine Schüler hatten ein konstantes Verhältnis zwischen Chlorophyll a und b ermittelt, wonach 30% Chlorophyll b vorhanden sind. Dies trifft wohl für die meisten Landpflanzen zu, indessen sind bei Phaeophyceen sowie Grünalgen[2]) höchstens 5% an Chlorophyll b festgestellt, in *Asakusa-Nori*, *Bangia fusco-purpurea* und *Polysiphonia nigricans* jedoch nur sehr wenig oder gar nichts."

Bei den Süßwasserrotalgen, die wir untersuchen konnten, zeigte sich keine Spur von Chlorophyll b, ebenso wenig wie bei den marinen Arten.

Der relative Chlorophyllgehalt, bezogen auf die beiden Carotinoide: Carotin + Xanthophyll, ist bei den Süßwasser-Rhodophyceen kleiner als bei den meisten marinen Arten, während hinsichtlich des Quotienten x/c eine gute Übereinstimmung besteht. Die Schwankungen des Chlorophyllgehaltes und vermutlich auch der

[1]) = *Porphyra*.

[2]) Daß die Grünalgen auch nur höchstens 5% Chlorophyll b enthalten sollen, beruht offensichtlich auf einem Mißverstandnis

wasserlöslichen Farbstoffe (Phykoerythrin und Phykocyan) sind bei *Batrachospermum* und *Lemanea* recht beträchtlich, so daß die Algen bald eine grüne, bald eine rote oder rotbraune Färbung aufweisen (s. Tab. 6). In welchem Maße diese Farben auf Umwelteinflüsse und auf innere Faktoren zurückzuführen sind, muß dahingestellt bleiben. Das Ergebnis, daß trotz der Differenzen im äußeren Aussehen in allen Fällen auch bei Süßwasserrotalgen nur Chlorophyll a und keine Spur von Chlorophyll b vorhanden ist, scheint uns auf Grund unserer Analysen nunmehr gesichert.

Tabelle 6

	$\frac{x}{c}$	$\frac{a}{x+c}$	Farbe der Algen	
Bangia atropurpurea	5,5	1,51	rotbraun	Igeler Mühle b. Berg.-Gladbach
Chantransia chalybea	8,3	0,93	rotbraun	Igeler Mühle b. Berg.-Gladbach
Batrachospermum sp.	7,7	0,76	braungrün	(Lunz)
B. moniliforme	7,6	0,87	saftiggrün	Quelle bei d. Igeler Mühle bei Berg.-Gladbach, schattig
B. helmintosum	6,3	1,17	olivgrün	Zufluß d. Schlingenbaches bei Overrath, schattiger Wald
B. moniliforme	5,5	1,5	oliv-schwärzlich	Paffrath. Bach an der Straße nach Köln-Dellbrück, sonnig
Lemanea fluviatilis	4,8	1,37	grün	Eifgenbach Markusmühle - Altenberg, schattig (Wald)
	4,5	1,63	dunkelrot	Eifgenbach b. Wermelskirchen, sonnig
	3,4	1,92	saftiggrün	Muhrbach bei Opladen, schattig (Wald)

III. Diskussion der Ergebnisse

Das wichtigste Ergebnis unserer Untersuchung ist, daß die einen Algenklassen Chlorophyll a und b besitzen, während die anderen dagegen nur Chlorophyll a aufweisen. Diese Schlußfolgerung, die sich bereits aus unserer Arbeit über die Pigmente der Meeresalgen ziehen ließ, konnte nunmehr auf eine breitere Basis gestellt werden. Die Chlorophyllzusammensetzung scheint für die Charakterisierung der einzelnen Algenklassen wichtig und dürfte auch systematisch verwertbar sein. Hier sei nur auf einige Fälle hingewiesen, da unsere Analysendaten noch nicht ausreichen, um eine restlose Klärung strittiger systematischer Fragen größeren Umfanges herbeizuführen.

Die Abtrennung der Heterokonten von den Chlorophyceen, die

vor allem PASCHER verficht, findet durch unsere Analysen eine Stütze: die Heterokonten weisen nur Chlorophyll a auf, die Chlorophyceen aber Chlorophyll a und b. Diese genetisch bedingte Eigenschaft scheint uns von keiner geringeren Bedeutung zu sein als viele andere morphologische Unterscheidungsmerkmale.

Ein weiteres Beispiel für die Brauchbarkeit der Chlorophyllbestimmungen in systematischer Hinsicht kann der Fall *Vaucheria* sein. Während die bisher von uns untersuchten Siphonalen (*Codium*, *Udotea*, *Halimeda*, *Caulerpa*) Chlorophyll a und b führen, besitzt *Vaucheria* nur Chlorophyll a. Dies deutet unseres Erachtens darauf hin, daß diese Alge von den Siphonalen abzutrennen ist. BOHLIN (1901) hat aus anderen Gründen eine Abtrennung dieser Alge gefordert und sie zu den Heterokonten (Untergruppe Vaucheriales) gezählt. Da *Vaucheria* wie die Heterokonten nur Chlorophyll a enthält, gewinnt die BOHLINsche Auffassung an Boden.

Ferner können die oben mitgeteilten Befunde von *Prasiola* und *Bangia* zur Beurteilung des systematischen Anschlusses der Rhodophyceen herangezogen werden: Daß *Prasiola* wie die echten Grünalgen beide Chlorophyllkomponenten enthält, während *Bangia* wie die Florideen nur Chlorophyll a besitzt, spricht für die KYLINsche, bisher nur auf das Studium der Carotinoide und der wasserlöslichen Pigmente gestützte Auffassung (KYLIN 1930 und 1937).

Wenn wir die Chlorophyllanalysen systematisch verwertet wissen wollen, so sind wir uns darüber völlig im klaren, daß man mit Chlorophyllbestimmungen allein keine Algensystematik treiben kann. Z. B. kann diese Methode natürlich keine Anwendung finden in Fällen, in denen zytomorphologische Untersuchungen gezeigt haben, daß die scheinbaren Chromatophoren nur symbiotisch in anderen, farblos gewordenen Algen lebende Cyanophyceen sind, wie es etwa bei einem Teil von BOHLINS (1901) „Glaucophyten", *Gloeochaete* und *Glaucocystis*, der Fall ist (GEITLER 1932, S. 82)

Bei kritischer Einstellung scheint uns aber die bereits von BOHLIN (1901) erhobene Forderung zutreffend: „Die in Alkohol löslichen Farbstoffe und das Assimilationsprodukt der Chromatophoren sind untrennbare und wichtige systematische Charaktere." Auf die Assimilationsprodukte und die Chlorophyllzusammensetzung wird in einer besonderen Arbeit eingegangen

Da die Systematik mit der Phylogenie aufs engste verknüpft ist, können die Pigmentbestimmungen auch für die Stammesgeschichte von Bedeutung sein. Wir haben zwar bereits früher bezweifelt, „ob es nun viel nutzt, wenn man spekuliert und die Kom-

ponente a als phylogenetisch älter und als typisches Sonnenchlorophyll früherer Erdperioden mit anderer Energieverteilung des Sonnenspektrums als heute ansieht (SEYBOLD und EGLE 1938, S. 78)." Für gewisse enger begrenzte phylogenetische Zusammenhänge scheinen uns aber die Pigmentanalysen doch von einem gewissen Wert. Wenn man bestimmte Flagellatenordnungen als Ausgangsformen für höher entwickelte Algen ansehen will, so wird man z. B. für die Grünalgen solche Flagellaten wählen, die Chlorophyll a und b aufweisen (z. B. Volvocales), während für die Braunalgen Flagellatenstämme in Frage kommen würden, die bloß Chlorophyll a besitzen. Es wird im Interesse der Forschung sein, wenn man zunächst weitere Analysen der Algenpigmente anstellt und die phylogenetischen Spekulationen zurücktreten läßt. Daß innerhalb der Klasse der Flagellaten eine Scheidung in „Chlorophyll a- und Chlorophyll a + b-Pflanzen" erfolgt, scheint aber auf Grund unserer Untersuchungen sehr wahrscheinlich.

Literaturverzeichnis

K. BOHLIN, Studier ofver några slagten af Alggruppen Confervales Borzi. Meddelanden fran Stockholms Hogskola. Bihang till k. svenska Vet. Akad. Handlingar **23**, 1897. Afd. III. Nr. 3. — Ders., Utkast till de grona algernas och arkegoniaternas fylogeni. Akademisk Afhandling. Upsala 1901. — K. BORESCH, Algenfarbstoffe. KLEINs Handbuch der Pflanzenanalyse. Bd. 3, II. Teil, S. 1382. — CH. DHÉRÉ und M. FONTAINE, Recherches sur la fluorescence des algues et de leurs constituants pigmentaires. Ann. de l'Inst. Océanogr. **10** (1931) 249. K. EGLE, Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Planta **26** (1937) 546. — H. FISCHER und ST. BREITNER, Vergleichende Oxydation des Chlorophyllids und einiger Abkömmlinge. LIEBIGs Ann. Chemie **522** (1936) 151. — H. FISCHER und H. ORTH, Die Chemie des Pyrrols. II. Pyrrolfarbstoffe, 2. Hälfte. Leipzig 1940. — L. GEITLER, Cyanophyceae, Rabenhorsts Kryptogamenflora **14**, Leipzig 1932. — F. G. KOHL, Die Farbstoffe der Diatomeen-Chromatophoren. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **24** (1906) 124. — H. KYLIN, Über die carotinoiden Farbstoffe der Algen. Zsch. f. physiol. Chemie **166** (1927) 39. — Ders., Some physiological remarks on the relationship of the Bangiales. Bot. Notiser. Lund 1930. — Ders., Anatomie der Rhodophyceen. in LINSBAUERs Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. 6, Teilb. 2. Berlin 1937. — E. LINDEMANN, Peridineae. ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. **2**, Leipzig 1928. — L. MARCHLEWSKI, s. BORESCH. — C. MONTFORT und G. KÜSTERS, Saprophytismus und Photosynthese. I. Bot. Arch. **40** (1940) 571. — F. OLTMANNS, Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Jena 1923. — A. PASCHER, Flagellatae in PASCHERs Süßwasser-Flora, Heft 2. Jena 1913. — Ders., Heterokonten. In RABENHORSTs Kryptogamen-Flora **11**. Bd. Leipzig 1937. — H. PRINTZ, Chlorophyceae. Die natürl. Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Bd. **3**. Leipzig 1927. — B. SCHUSSNIG, Vergleichende Morphologie der niederen Pflanzen. 1. Teil. Berlin 1938. — F. SCHÜTT, Über Peridineenfarbstoffe. Ber. d. deutsch. Bot. Ges.

8 (1890) 9. — A. SEYBOLD und K. EGLE, Lichtfeld und Blattfarbstoffe I. Planta **26** (1937) 491. — Dies., Quantitative Untersuchungen über Chlorophyll und Carotinoide der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot **86** (1938) 49. — Dies., Lichtfeld und Blattfarbstoffe II. Planta **28** (1938 a) 89. — H C SORBY, On comparative vegetable chromatology. Proc. roy. soc. London **21** (1873) 442. — G. G. STOKES, On the supposed identity of Biliverdin with chlorophyll, with remarks on the constitution of chlorophyll. Proc. roy. soc London **13** (1864) 144. — J. TISCHER, Über die Polyenpigmente der Blaualge Aphanizomenon flos-aquae I Zsch f physiol. Chemie **251** (1938) 110. — M. TSWETT, Zur Kenntnis der Phaeophyceenfarbstoffe Ber d. deutsch. Bot. Ges. **24** (1906) 235. — R. WILLSTATTER und A. STOLL, Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin 1913. — A WILSCHKE, Über die Fluoreszenz der Chlorophyllkomponenten Zsch f Mikroskopie **31** (1914) 338

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg)

Über die physiologische Bedeutung der Chlorophyllkomponenten a und b

Von A. Seybold

Inhaltsübersicht

Einleitung

In welcher Weise das Chlorophyll bei der Photosynthese der Kohlenhydrate mitwirkt, ist noch durchaus ungeklärt, fest steht nur die Tatsache, daß ihm bei diesem Prozeß eine entscheidende Funktion zukommt. Wenn man die Reduktion des Kohlendioxyds zu Formaldhyd als die erste Teilreaktion der Photosynthese ansieht, so ist zu folgern, daß die erforderliche Energie von etwa 120 000 cal pro Mol Formaldehyd durch die Lichtabsorption des Chlorophylls gewonnen wird. Ob die Kohlenhydratsynthese wirklich über die Formaldehydstufe verläuft oder nicht, und in welcher Weise die Energieumsätze erfolgen, mag dahingestellt bleiben; die ersten chemisch nachweisbaren photosynthetischen Produkte sind vor allem Monosaccharide, das erste optisch feststellbare Produkt in vielen Laubblättern die Assimilationsstärke. Außer dieser Stärke tritt bekanntlich in manchen Pflanzen eine sog Reservestärke auf, die in Leukoplasten aus Monosacchariden aufgebaut wird. Diese Stärkepolymerisation erfolgt ohne Zweifel auch im Dunkeln. Während die Assimilationsstärke bei Belichtung in den Chloroplasten vieler Blätter und Sprosse direkt nachgewiesen werden kann, bildet sich Reservestärke chemosynthetisch vielfach in den chlorophyllfreien Leukoplasten, die besonders in Wurzeln und Knollen vorhanden sind. Die Reservestärke ist demnach ein sekundäres Produkt der CO_2-Assimilation. Daß sich die Assimilationsstärke ebenfalls aus Monosacchariden

aufbaut, steht außer Zweifel, die Frage ist nur, ob die Bildung der Assimilationsstärke in den Chloroplasten ebenso chemosynthetischer Natur ist wie die in den Leukoplasten gebildete Reservestärke, oder ob die Assimilationsstärke selbst noch zu dem photosynthetischen Prozeß gehört. Die Auffassung, daß die Stärkebildung in den Chloroplasten nicht zu der eigentlichen Photosynthese zu rechnen ist. gilt als erwiesen, da stärkefreie Blätter bei genügender Zuckerzufuhr auch im Dunkeln in den Chloroplasten Stärke bilden. Außerdem gibt es Blätter, in deren Plastiden keine Stärke, sondern nur Zucker auftritt (s. S. 275), so daß auch dieser Befund dafür zu sprechen scheint, daß die Assimilationsstärke nicht photosynthetischer Natur ist. Daß diese Folgerungen nicht zwingend sind, wird sich aus den folgenden Ausführungen ergeben.

Bei den meisten theoretischen Erörterungen über die Photosynthese wird vom Chlorophyll schlechthin gesprochen, ohne daß man die beiden Chlorophyllkomponenten a und b besonders erwähnt oder ihnen gar eine besondere Funktion zuordnet. „Vor allem ist es noch nicht gelungen, die beiden Chlorophyllmodifikationen mit ihren außerordentlich charakteristischen Eigenschaften in unmittelbare Beziehung zum Chemismus der Photosynthese zu setzen: es scheinen also noch unbekannte Einzelheiten der Chlorophyllstruktur, die sich auf empfindliche Molekülgruppen beziehen müssen maßgebend zu sein.“ „Funktionell unklar bleibt vor allem das Vorhandensein zweier Chlorophyllmodifikationen, die sich im Sauerstoffgehalt unterscheiden“ (Noack 1932, S. 974 und S. 981). In diesen beiden Sätzen kommt die Problematik der physiologischen Leistung der beiden Chlorophyllkomponenten deutlich zum Ausdruck. Willstätter und Stoll (1918, S. 8) machten zwar darauf aufmerksam, daß durch die Mischung von Chlorophyll a und b infolge ihrer verschiedenen Absorptionsspektren eine bessere Lichtausnutzung zustande kommt als durch eine Komponente allein. Außerdem entwickelten sie ein Reaktionsschema der Photosynthese, in dem das Chlorophyll b als Oxydationsprodukt von Chlorophyll a aufgefaßt wird. Auf diese Hypothese kommen wir nachher zurück.

Mit der von Willstätter und Stoll ermittelten wichtigen Tatsache, daß das Chlorophyll in allen untersuchten Pflanzen aus den verschiedenen Klassen chemisch identisch ist, verbanden die beiden Forscher und die meisten anderen, die sich mit der Photosynthese beschäftigten, die Annahme, daß in allen Fällen beide Chlorophyllkomponenten vorhanden seien, und zwar, „daß die Zusammensetzung des Chlorophylls aus seinen beiden Komponenten bei ver-

schiedenen Pflanzen und verschiedenen Wachstumsbedingungen einer und derselben Pflanze annähernd konstant, aber nicht genau konstant ist. Auf 1 Molekül Chlorophyll b treffen ungefähr 3 Mole Chlorophyll a" (WILLSTÄTTER und STOLL 1913, S. 116). Wohl haben die beiden Forscher bei Grün- und Braunalgen ein abweichendes Komponentenverhältnis gefunden (Grünalge Ulva a/b = 1,43, Braunalgen a/b etwa = 20[1]). Diesen Befunden hat man aber bei den Erörterungen über die Funktion des Chlorophylls keine besondere Beachtung geschenkt, da die chemische Identität aus einem Vergleich von mehr als 200 Pflanzen aus vielen Klassen der Kryptogamen und Phanerogamen sichergestellt war. „Darunter waren Pflanzen aus den verschiedensten Lebensbedingungen, Meeresalgen, Süßwasserpflanzen und Landpflanzen, einheimische und tropische Gewächse" (WILLSTÄTTER und STOLL 1918, S. 1). Wenn auch das Ergebnis, daß alle Pflanzen dasselbe Chlorophyll enthalten, unbestritten ist, so zeigten doch unsere Chlorophyllanalysen, daß 1. viele Kryptogame nur Chlorophyll a und kein Chlorophyll b enthalten und 2. daß bei kryptogamen und phanerogamen Pflanzen, die beide Chlorophyllkomponenten besitzen, von keiner allgemein gültigen, konstanten Größe des Quotienten a/b, auch von keiner annähernden Konstanz, gesprochen werden kann. Das Ergebnis, daß die einen Pflanzen nur ein photosynthetisches Pigment, und zwar das Chlorophyll a besitzen, die anderen aber deren zwei (Chlorophyll a und b) und bislang keine nur Chlorophyll b-führende Pflanze gefunden wurde, rückte die Frage, welche Bedeutung den Chlorophyllen bei der Photosynthese zukommt, erneut in den Mittelpunkt der physiologischen Forschung.

Die individuelle Verschiedenheit des Chlorophyllquotienten a/b ließ sich mit Umweltsfaktoren in Beziehung bringen und wir versuchten früher auf Grund unserer statistischen Erhebung der Quotienten von Pflanzen verschiedener Lichtfelder, das Komponentenverhältnis als eine optische Anpassung zu deuten. Da durch das Chlorophyll b die Strahlen der mittleren Spektralbezirke des Lichtes besser absorbiert werden als durch die gleiche Menge Chlorophyll a, ließ sich ohne Bedenken das Chlorophyll b als ein „grünes Licht absorbierendes Pigment" ansehen. Wenn Grünschatten- und sub-

[1]) Daß diese Werte nicht richtig sind, haben wir an anderer Stelle angegeben (SEYBOLD und EGLE 1938 a).

merse Pflanzen auf Grund unserer Messungen niedere Quotienten a/b, also einen relativen Reichtum an der Komponente b besitzen, so kann man darin eine Adaptation an eine günstige Lichtausnutzung erkennen“ (Egle 1937, S. 581). Diese Auffassung konnte nicht ganz befriedigen, da mit einer gewissen Vermehrung des Chlorophylls a derselbe Lichtgenuß zu erzielen ist, wie wenn Chlorophyll b als zweite Komponente hinzukommt. Viele submerse Algen des Meeres und der Süßwässer besitzen in der Tat nur Chlorophyll a und entbehren das Chlorophyll b, das für sie zur optischen Ausnutzung des Unterwasserlichtes besonders günstig wäre.

Von der Tatsache ausgehend, daß die genetische Konstitution einer Pflanze für die Ausbildung einer oder zweier Chlorophyllkomponenten maßgebend ist, mußte das Problem der Physiologie des Chlorophylls von anderer Seite in Angriff genommen werden. Ein neuer Ansatzpunkt ergibt sich aus einem Vergleich der Chlorophyllkomponenten und der photosynthetischen Produkte. Ehe diese Theorie der besonderen physiologischen Leistungen des Chlorophylls a und b mitgeteilt wird, soll kurz auf die bisher vorliegenden Auffassungen über die physiologische Leistung der beiden Komponenten hingewiesen werden.

Zunächst ist hervorzuheben, daß an der Existenz von Chlorophyll a und b in vivo nicht zu zweifeln ist, da die typischen Fluoreszenzbanden beider Komponenten in lebenden Blättern einwandfrei nebeneinander zu erkennen sind (s. Dhéré 1939). Wenn in den meisten Fällen in den Absorptionsspektren lebender Blätter die Banden von Chlorophyll a und b nicht deutlich zu identifizieren sind, so liegt dies an den ungünstigen optischen Verhältnissen, die durch die Zellstrukturen bzw. durch die Blattgewebe geschaffen werden. Bei denjenigen Pflanzen, die nur Chlorophyll a besitzen, ergibt die schonend durchgeführte Analyse auch nur diese eine Komponente, so daß das Chlorophyll b auf keinen Fall ein Kunstprodukt der P .nenttrennung ist.

Da die chemische Konstitution der Chlorophyll a- und b-Moleküle nach unseren heutigen Kenntnissen völlig übereinstimmt, abgesehen davon, daß das Chlorophyll b am „3. C-Atom“ des Porphinringes an Stelle der Methylgruppe CH_3 den Formaldehydrest $—CH{=}O$ aufweist (Fischer-Orth 1940, Stoll 1938), ist öfter der Gedanke geäußert worden, daß das Chlorophyll b ein Oxydationsprodukt von Chlorophyll a sein könnte. Willstätter und Stoll haben die Vorstellung entwickelt, daß das Chlorophyll a beim Assimilationsprozeß zu Chlorophyll b oxydiert und daß dieses unter

Sauerstoffabspaltung wieder in Chlorophyll a zurückverwandelt wird, wobei sich zwischen den beiden Komponenten ein Gleichgewichtszustand einstellen soll. „Es galt dabei entweder als möglich, daß diese Abgabe von Sauerstoff aus der Komponente b unmittelbar erfolge oder daß sich die Carotinoide an der Rückverwandlung in das Chlorophyll a beteiligen. Als ihre Aufgabe ließ sich die Einstellung des Komponentenverhältnisses der Chlorophylle vermuten, vielleicht in der Weise, daß durch Carotin dem Chlorophyll b Sauerstoff entzogen und dieser aus dem gebildeten Xanthophyll wieder entbunden werde. Gleichviel ob in irgendeiner solchen Weise die gelben mit den grünen Pigmenten funktionell verbunden sind oder ob sie überhaupt nicht in der Photosynthese zusammenwirken, die Konstanz der Verhältnisse zwischen den Komponenten des Blattfarbstoffs konnte kaum als zufällig und bedeutungslos erscheinen" (Willstätter und Stoll 1918, S. 4). Baly (1935) hat bei kinetischen Betrachtungen der Photosynthese diese Vorstellung aufgegriffen. Der Reaktionsverlauf ließe sich folgendermaßen vorstellen:

1. CO_2 wird an Chlorophyll a gebunden	Chlorophyll a + H_2CO_3 → Chlorophyll a · H_2CO_3
2. Chlorophyll a · H_2CO_3 nimmt Lichtenergie auf, wodurch Reduktion von H_2CO_3 erfolgt	Chlorophyll a · H_2CO_3 → Chlorophyll b · HCOH
3. Chlorophyll b · HCOH spaltet Formaldehyd ab	Chlorophyll b · HCOH → Chlorophyll b + HCOH
4. Chlorophyll b wird reduziert durch Carotin	Chlorophyll b + Carotin → Chlorophyll a + Xanthophyll
5. Xanthophyll + H_2O Rückverwandlung in Carotin, wobei O_2 frei wird	Xanthophyll + H_2O → Carotin + O_2

Fischer hat gegen die Auffassung, das Chlorophyll b als Oxydationsprodukt von Chlorophyll a anzusehen, vom Standpunkt der Konstitutionsforschung Bedenken erhoben: „Angesichts unserer Konstitutionsermittlung von Chlorophyll b ist diese Annahme nicht möglich" (Fischer-Orth 1940, S. 28). Außerdem spricht die Tatsache, daß bei vielen Algen kein Chlorophyll b nachzuweisen ist, gegen die Brauchbarkeit der Verwandlung bzw. Rückverwandlung von Chlorophyll a in Chlorophyll b im Sinne einer Oxydation-Reduktion. Freilich könnte man sagen, daß bei den nur Chlorophyll a führenden Pflanzen die Rückverwandlung von Chlorophyll b zu Chlorophyll a so rasch erfolge, daß die oxydierte Komponente nicht nachweisbar sei, während bei den beide Komponenten enthaltenden

Organismen dieser Prozeß langsamer verlaufe. Dies ist aber eine unbeweisbare Annahme. Zudem ergeben sich noch weitere Bedenken, wenn man das Reaktionsschema mit den relativen Pigmentmengen der Chloroplasten in Zusammenhang bringt. Weil die Zahl der Carotinmoleküle in den Chloroplasten wesentlich kleiner ist als die der Chlorophyll b-Moleküle, müßten die Reaktionen 4 und 5 des obigen Schemas wesentlich rascher verlaufen als die Bildung von Chlorophyll b erfolgt, sonst müßte nämlich eine fortschreitende Anhäufung dieser Komponente eintreten. WILLSTÄTTER und STOLL haben indessen eindeutig bewiesen, daß das Komponentenverhältnis der Chlorophylle a und b, sowie der Carotinoide während der Photosynthese nicht verschoben wird, selbst dann nicht, wenn ungewöhnliche Versuchsbedingungen gewählt werden, wie stärkere Belichtung als Sonnenstärke, Temperaturen von 30—40°, Kohlensäure von erhöhtem Partiärdruck und ununterbrochene Assimilationstätigkeit von 6—22 Stunden. Da auch gewisse Pflanzen, wie z. B. Coniferenkeimlinge, im Dunkeln Chlorophyll a und b ausbilden (SEYBOLD und EGLE 1938), ohne daß eine Photosynthese erfolgt, ist die Hypothese der Chlorophyll b-Entstehung aus der Komponente a während der Photosynthese unhaltbar. Wenn diese Hypothese richtig wäre, dann müßte bei längerer Verdunklung der Chlorophyllquotient assimilierender Pflanzen eine Veränderung zeigen. Für *Sambucus-*, *Aesculus-* und *Platanus*blätter haben WILLSTÄTTER und STOLL bereits den Beweis erbracht, daß morgens (4 Uhr) und abends (17 Uhr) annähernd gleiche Quotienten auftreten. Eine chromatographische Nachprüfung an *Parietaria*blättern führte zu demselben Resultat (vor Tagesanbruch 7 Uhr a/b = 3,2; nachmittags 16 Uhr a/b = 3,1). Somit steht fest, daß das Komponentenverhältnis der beiden Chlorophylle für ein Blatt während bestimmter Zeitabschnitte (Tage, Wochen) annähernd konstant ist, nur in der Phase der Pigmentbildung während der Blattentwicklung treten bei ihm gewisse Veränderungen auf (s. SEYBOLD und EGLE 1938).

Läßt sich während der Belichtung keine Verschiebung des Chlorophyllquotienten feststellen, so haben WILLSTÄTTER und STOLL auch endgültig die Hypothese von der Zersetzung und Neubildung des Chlorophylls bei der Assimilation, die früher manche Forscher ohne experimentellen Beweis vertraten, widerlegt. BUKATSCH (1939) will zwar bei Alpenpflanzen während des Tages ganz erhebliche Schwankungen im Chlorophyllgehalt der Blätter (eine Trennung in die Chlorophyllkomponenten unterblieb) festgestellt haben. Ohne

daß wir diese Angaben an Alpenpflanzen selbst nachprüfen konnten, sind wir doch der Ansicht, daß die von Bukatsch mitgeteilten Daten nicht den wirklichen Verhältnissen entsprechen. Wahrscheinlich ist bei seinen Analysen ein verschieden großer Anteil des Chlorophylls während der Analyse zerstört worden (vielleicht Säureabbau). Jedenfalls konnten wir in Übereinstimmung mit Willstätter und Stoll bei Tieflandspflanzen keine Schwankungen des Chlorophyllgehaltes während eines Tages ermitteln. Es scheint mir unwahrscheinlich, daß die Alpenpflanzen sich in dieser Hinsicht so völlig anders verhalten sollen.

Oben ist bereits erwähnt worden, daß Fischer die Chlorophyll b-Bildung als Oxydation von Chlorophyll a auf Grund der Konstitutionsermittlung für unmöglich hält, „dagegen könnte man Chlorophyll b als ein biologisches Abbauprodukt von a auffassen. In Einklang damit stünde eben das Fehlen von Chlorophyll b in den Algen“ (Fischer-Orth 1940, S. 28). Diese Vermutung kann mit der von Fischer und Breitner (1936) aufgeworfenen Frage in Zusammenhang gebracht werden: „In den 3 obengenannten Algen (*Porphyra*, *Bangia* und *Polysiphonia*, der Verf.) ergab sich keine Spur von Chlorophyll b, und es wäre von Interesse, ob bei Züchtung dieser Algen unter veränderten Lebensbedingungen vielleicht doch noch die Bildung von Chlorophyll b bewirkt werden könnte.“ Für die Physiologie des Chlorophylls ist die Bearbeitung dieser Frage von großer Bedeutung. Unsere bisherigen Erfahrungen zeigten uns, daß zwar das Verhältnis von Chlorophyll a : Chlorophyll b von Umweltsbedingungen abhängig ist, aber bei Algen, die nur die Komponente a enthalten, konnten wir nie Chlorophyll b auffinden. Die Bearbeitung der Frage, ob „Chlorophyll a-Algen“ unter gewissen Kulturbedingungen doch Chlorophyll b bilden, ist bereits in Angriff genommen. Wahrscheinlich scheint mir ein solches Verhalten nicht, da unsere systematische Untersuchung verschiedener Algenklassen ergeben hat, daß d' physiologische Konstitution des Chlorophylls genotypisch verankert ist (s. Seybold, Egle und Hülsbruch 1941). Von den Flagellaten ausgehend, ließen sich zwei Reihen aufstellen. Die Reihe der Chlorophyll a-Algen: Chrysomonadinae, Dinoflagellatae, Heterokontae, Diatomeae, Phaeophyceae, Rhodophyceae und die Reihe der Chlorophyll a + b-Pflanzen: (Eugleninae), Volvocales-Chlorophyceae, Conjugatae, Characeae, Pteridophyta, Phanerogamae. Die wenigen, bisher aufgefundenen Blütenpflanzen, die entweder nur Chlorophyll a (*Neottia nidus avis*) oder eine stark bevorzugte Bildung dieser Komponente aufweisen (manche Mono-

kotylen, s. S. 275) müssen wir als Organismen betrachten, bei denen das Chlorophyll b und sein protoplasmatisches Agens eine „Rückbildung“ erfahren hat (s. S. 284).

Die für phylogenetische Fragen wichtige Feststellung, daß viele Algen nur Chlorophyll a, andere niedere Organismen und alle Pteridophyten sowie die höheren Pflanzen Chlorophyll a und b aufweisen, fordert zu einer physiologischen Deutung auf. Im folgenden soll eine bereits in Umrissen der Heidelberger Akademie der Wissenschaften vorgelegte Theorie mitgeteilt werden, die auf Grund unserer zahlreichen Chlorophyllanalysen entwickelt werden konnte (Seybold 1940).

Eine Theorie der Funktion von Chlorophyll a und b

1. Vorbemerkung

Vor Jahren fanden wir, daß *Vaucheria*, die nach der heute bestehenden Algensystematik zu den siphonalen Chlorophyceen gerechnet wird, in Gegensatz zu anderen systematisch nahestehenden Arten kein Chlorophyll b, sondern nur Chlorophyll a besitzt. Zunächst lag der Gedanke nahe, daß *Vaucheria* vielleicht zu Unrecht als Siphonee angesehen wird und eher zu den Heterokonten zu zählen sei (s. Seybold, Egle und Hülsbruch 1941). Da man auf Grund von Pigmentanalysen keine Algensystematik und erst recht keine Reform dieser beginnen soll, ließen wir den Befund auf sich beruhen. Auffallend schien mir und vielleicht mit dem Fehlen von Chlorophyll b in Zusammenhang stehend, daß *Vaucheria* nicht wie die anderen Siphoneen Stärke als Assimilationsprodukt bildet, sondern Öl. Erst als es uns im Laufe der Jahre möglich war, die Chloroplastenpigmente vieler Algenklassen zu analysieren, formte sich die bei *Vaucheria* angestellte Spekulation zu einer Theorie der spezifischen Leistung der beiden Chlorophyllkomponenten: Das Chlorophyll a bildet bei der Photosynthese Monosaccharide, deren Polymerisation zu Stärke wird durch das Chlorophyll b vollzogen.

Ehe die Theorie begründet und im einzelnen ausgeführt wird, ist es notwendig, die Argumente mitzuteilen, auf die sie sich stützt.

Bemerkenswert ist, daß Pascher (1937) in seiner monographischen Behandlung der Heterokonten bereits eine Vermutung aussprach, die auf der Linie der spezifischen physiologischen Leistung der beiden Chlorophylle liegt: „Als wesentliche Merkmale (der Heterokonten, der Verf.) werden sich ferner einmal erweisen: ein

anderes Mengenverhältnis zwischen Chlorophyll a und Chlorophyll b (damit in Zusammenhang stehend der Mangel an Stärke)" (vgl. S. 271).

Außer den Argumenten, die sich aus einer vergleichenden Betrachtung der Chlorophyllkomponenten der Algen und ihrer Assimilationsprodukte ergeben, sprechen für meine Theorie die Chlorophyllquotienten der sog. saccharophilen Blätter zahlreicher Phanerogamen. Es wird unsere Aufgabe sein, diese Befunde im Anschluß an den Abschnitt über die Assimilationsprodukte und das Chlorophyll der Algen mitzuteilen.

2. *Die Assimilationsprodukte und das Chlorophyll der Algen*

Bei einem Vergleich der Chlorophylle und der Assimilationsprodukte der Algen verschiedener Klassen, der nunmehr durchgeführt werden soll, zeigt es sich, daß nur bei denjenigen Organismen Assimilationsstärke nachgewiesen wurde, die Chlorophyll b enthalten, daß dagegen die Algenklassen, die nur Chlorophyll a besitzen, andere Assimilationsprodukte, aber keine Stärke aufweisen. Obwohl „unsere Kenntnisse über die Produkte der Assimilation bei den Algen nicht übermäßig erfreulich sind" (Oltmanns 1923, Bd. 3, S. 199), reichen sie fürs erste aus, meiner Theorie eine sichere Grundlage zu verschaffen. Ebenso vollständig sind unsere Kenntnisse über die Chlorophyllkomponenten der Algen Dabei sind wir fast ausschließlich auf unsere eigenen Analysenergebnisse angewiesen. Trotzdem bin ich der Überzeugung, daß weitere Analysen, die wir hoffen ausführen zu können, das bisherige Ergebnis nur erhärten werden.

Während es bei höher organisierten Pflanzen meist ein leichtes ist, eine klare Entscheidung darüber zu fällen, ob eine Substanz als Assimilationsprodukt der Chloroplasten oder als Reservestoff der Leukoplasten bzw. des Protoplasmas anzusprechen ist, ist es bei den Algen, vor allem bei den einzelligen, oft ausgeschlossen, diese Unterscheidung zu machen. Oltmanns hebt wohl aus diesem Grund mit Recht hervor, daß man z. B. die Stärkemassen von Chlorophyceen „als erstes Assimilationsprodukt" ansprechen kann, „doch können sie natürlich auch als Reservesubstanz fungieren". Auf diese Schwierigkeit, die meist durch die mikroskopischen Dimensionen der Objekte bedingt ist, werden wir im folgenden öfters hinweisen müssen.

a) Cyanophyceen. Unsere Pigmentanalysen verschiedener Blaualgen haben ergeben, daß sie neben mehreren Carotinoiden

nur Chlorophyll a besitzen. Damit fand die ältere Angabe von SORBY (1873) eine Bestätigung. GEITLER, ein ausgezeichneter Kenner der Cyanophyceen, berichtet über deren Assimilationsprodukt folgendes: „Assimilationsprodukt ist Glykogen, welches als solches jedoch wohl nie nachweisbar ist, da es gleich Bindungen mit Eiweißkörpern eingeht. Die Endoplasten dürften der Hauptsache nach aus solchen Glykoproteiden aufgebaut sein" (1932, S. 4). „Als Assimilationsprodukt erscheint, wie auch sonst bei den autotrophen Pflanzen ein Kohlehydrat, aber nicht als Stärke oder Paramylum, sondern als Glykogen. Doch ist es nicht als solches in der Zelle nachweisbar, sondern scheint sofort im Chromatoplasma niedere Kondensationsstufen einer Eiweißsparung zu bilden und als Glykoprotoid aufzutreten" (1925, S. 3).

Das Fehlen des Chlorophylls b und der Mangel an Assimilationsstärke ist für die Blaualgen sichergestellt.

b) Flagellaten. Ob diese Organismenklasse zu den Pflanzen bzw. zu den Algen oder Tieren zu rechnen ist, kann hier dahingestellt bleiben. PASCHER (1913, S. 1) gibt von den Flagellaten hinsichtlich der Stoffproduktion folgende allgemeine Zusammenfassung: „Die Assimilationsprodukte der einzelnen Reihen gefärbter Flagellatenreihen sind nicht dieselben. Die Chrysomonaden assimilieren Fette und Öle und außerdem vorherrschend Leukosin, die Chloromonaden Fette, die Cryptomonaden stärkeähnliche Substanzen, die höheren von ihnen echte Stärke. Die Eugleninen Paramylon, die Volvocalen vorherrschend Stärke. In vielen Fällen erfolgt die Abscheidung der Assimilate in fester Form an bestimmt geformten plastischen Körpern: den Pyrenoiden."

Stellen wir die ebenfalls von PASCHER (1913, S 4—5) angegebene Charakterisierung der einzelnen Flagellatengruppen derart zusammen, daß wir in die eine Spalte der Tabelle 1 die Farbe der Chromatophoren, in die andere die Assimilationsprodukte eintragen, so kann man annehmen, daß bei den Flagellaten hinsichtlich der Plastidenfarbe und der Assimilationsprodukte beachtliche Unterschiede vorhanden sind. Leider konnten wir bis jetzt nur von einigen Flagellatenarten die Chlorophyllzusammensetzung ermitteln. Wie wir bereits in einer anderen Arbeit erwähnten (SEYBOLD, EGLE und HÜLSBRUCH 1941), scheint die Angabe von blaugrünen Chromatophoren darauf hinzudeuten, daß nur Chlorophyll a vorhanden oder dieses Pigment bevorzugt ausgebildet ist. Bei einer relativen Armut an Carotinoiden kommt die charakteristische Farbe von Chlorophyll a zum Vorschein. Wenn Chlorophyll b in größeren Mengen

zu Chlorophyll a tritt, dann entsteht ein ausgesprochen „grüner“ Farbton. Daß bei der Kombination von Chlorophyll a mit relativ größeren Mengen Carotinoiden eine „mai- bzw. gelbgrüne“ Färbung resultieren kann, sei besonders hervorgehoben. Aus dem Farbeindruck allein kann selbstverständlich nicht auf die Chlorophyllkomponenten und auf deren Mengenverhältnis geschlossen werden. ·

In allen Fällen, in denen Pascher die Farbe der Chromatophoren mit blaugrün angibt, scheint es mir sicher, daß nur Chlorophyll a vorhanden ist. Damit soll nicht gesagt sein, daß alle Arten der verschiedenen Flagellatengruppen hinsichtlich der Chlorophyllkomponenten übereinstimmend sind. Es ist sogar wahrscheinlich, daß es innerhalb gewisser Gruppen Arten mit einer (Chlorophyll a) und Arten mit beiden Komponenten gibt. Unsere Pigmentanalysen sind noch zu spärlich, um hier ein endgültiges Urteil abgeben zu können. Nach dieser allgemeinen Übersicht wenden wir uns nun den einzelnen Gruppen besonders zu.

Tabelle 1
(nach Angaben von Pascher)

Flagellatengruppe	Farbe der Chromatophoren	Assimilationsprodukt
Chrysomonadinae	braun, selten grün oder blaugrün	Fett oder Leukosin, fast niemals Stärke
Cryptomonadinae	braun, selten grün bis blaugrün und rot	stärkeähnlich, bei höheren Formen echte Stärke
Dinoflagellatae	braun, blaugrün und gelbgrün	an Pyrenoiden sich bildende Stärke
Heterochloridales	gelbgrün	Fett und Öl
Chloromonadinae	maigrün	Fett und Öl
Eugleninae	chlorophyllgrün und blaugrün	meist Paramylon, selten Fett und Öl
Volvocales	chlorophyllgrün	meist Pyrenoide, Stärke

1. Chrysomonadinae. *Chromulina Rosanoffii* besitzt außer einigen Carotinoiden und vielleicht wasserlöslichen gelben Farbstoffen nur Chlorophyll a (Seybold, Egle und Hülsbruch 1941). Vermutlich verhalten sich andere Arten dieser Gruppe ebenso. Woronin (1880) erwähnt in seiner ausführlichen Beschreibung von *Chromulina* keine Stärkekörner. Als Assimilationsprodukt oder als Reservesubstanz tritt die von Klebs als Leukosin bezeichnete Masse auf. Bald liegen mehrere stark lichtbrechende weiße Kügelchen desselben im Protoplasma verteilt, bald fließen

diese zu einem größeren Körper von gleicher Beschaffenheit am Hinterende der Zellen zusammen. Die mikrochemischen Reaktionen gewähren noch keinen Aufschluß über die Natur des Leukosins. Leider verschwindet dasselbe ungemein leicht in allen Fixierungs- und Lösungsmitteln, mit Jod zeigt es keinerlei Reaktion. Öl und Fett sind neben jenem Körper nicht selten" (Oltmanns 1922, Bd. 1, S. 1).

2. Dinoflagellatae. Von dieser Gruppe konnten wir bisher nur *Peridinium tabulatum* auf Chlorophyll prüfen; diese Art weist nur die Komponente a auf. Mit Jod behandelte Peridineen zeigten im Protoplasma blaue Körnchen. Pascher (1913, S. 4) gibt folgende allgemeine Charakterisierung: „Assimilat an Pyrenoiden sich bildende Stärke". In ähnlicher Weise äußert sich Schilling (1913, S. 4): „Das Produkt ihrer Tätigkeit (der Chromatophoren. der Verf.) ist die Stärke, welche in Gestalt einzelner mit Kern und Schichtung versehener Körnchen im Zellinneren an den Pyrenoiden abgelagert wird. Neben diesem Inhaltskörper entsteht zu manchen Zeiten auch noch Fett, das in gelb- oder rotgefärbten, ölartigen Tropfen aufgehäuft wird." Im Gegensatz hierzu steht die Formulierung von Schütt (1895, S. 86), einem hervorragenden Kenner mariner Peridineen:

„Körner mit Doppelbrechung. Hierher gehören die Beobachtungen der Stärke; doch kann ich darüber keine positiven Angaben machen, da mein Suchen nach Stärke vergeblich war. Anfangs glaubte ich in den mit Jod gelbbraun gefärbten Kugeln (β-Öl) eine Stärkemodifikation vor mir zu haben und wahrscheinlich hat auch Bergh, der die Stärke bei den Ostseeperidineen erwähnt, diese Kugeln wegen ihrer dunklen Färbung bei Jodeinwirkung für Stärke gehalten. Bei Süßwasserperidineen soll nach Schilling auch Stärke vorkommen, bei den marinen Formen habe ich jedoch vergeblich nach Blaufärbung bei Jodeinwirkung gesucht. Daß die mit Jod braun färbbaren Kugeln der marinen Peridineen nicht aus einer Stärkemodifikation bestehen, beweist das Polarisationsmikroskop, das sie als nicht doppelbrechend kennzeichnet. Bei den meisten Peridineenzellen fand ich außer der Membran (und bisweilen dem Kern) nichts Doppelbrechendes in der Zelle, höchstens noch einige winzige Mikrosomen, die eher als kleine ausgeschiedene Kriställchen denn als Stärke gedeutet werden können und deren Masse auch stets sehr gering war. Als Reservestoff der Peridineen sind also Fett und die ihm ähnlichen Flüssigkeiten aufzufassen."

Schütt hebt also den Mangel an Stärke bei marinen Peridineen

hervor. Bei farblosen Dinoflagellaten hat SCHILLING (1891) übrigens durch Jodzinklösung sich bläuende „Stärkekörner“ festgestellt. Da Zellulose mit diesem Reagenz aber ebenfalls eine Bläuung ergibt, ist es nicht sicher, ob die von SCHILLING beobachteten Körnchen aus Stärke, Zellulose oder einem anderen polymeren Kohlenhydrat bestanden.

Aus einer Arbeit von KLEBS (1912) möchte ich einige Stellen zitieren, aus denen hervorgeht, daß die Frage der Stärkebildung bei den Peridineen einer besonderen Prüfung bedarf. Bei der Charakterisierung einer javanischen flagellatenähnlichen Peridinee (*Haplodinium antjoliense*) schreibt KLEBS in dieser Arbeit (S. 372) folgendes:

„Die Zellen sind im Leben gelb gefärbt, körnig, so daß ich anfangs glaubte, scheibenförmige Chromatophoren vorzufinden. Bei der Seitenansicht überzeugte ich mich aber von dem Vorhandensein zweier schalenförmiger Chromatophoren, von denen jeder in der Mitte einen pyrenoidartigen Körper trägt. Bei der Vorderansicht erscheint er deutlich eckig, bei der Seitenansicht fast halbkugelig mit einer gesonderten peripherischen Schicht. Dieses kristalloidartige Pyrenoid färbte sich mit Jod dunkelgelb und verquoll sofort in Chloraljod. Vergebens habe ich versucht, eine Stärkehülle nachzuweisen: überhaupt gelang es mir nicht, in der Zelle Stärkekörner aufzufinden. Die farblosen Körperchen in der Zelle, die vielleicht das Assimilationsprodukt vorstellen, färbten sich mit Jod nicht und sind möglicherweise von fettartiger Natur.“

Von algenähnlichen Peridineen berichtet KLEBS in der gleichen Arbeit: (S. 378): „Die Zellhaut färbt sich bereits mit gewöhnlicher Jodlösung violett, viel dunkler violett mit Chlorzinkjod, tief blau mit Jod und Schwefelsäure. Sie löst sich sofort in konzentrierter Schwefelsäure auf, verquillt nicht in Chloralhydrat. Man kann die Zellwand zu den zelluloseartigen Zellhäuten rechnen.“ Es ist also sehr wohl denkbar, daß bei den Peridineen zelluloseartige Körner vorkommen, die für Stärke gehalten werden können, weil sie mit Jod eine Bläuung ergeben.

Nachdem KLEBS in der genannten Arbeit die braungelben Chromatophoren algenähnlicher Peridineen erwähnt hat, fährt er fort (S. 378): „Innerhalb der Chromatophorenschicht finden sich zahlreiche Stärkekörner; außerdem beobachtet man, wie bei den meisten Peridineen, gelbe und orangerote Tropfen, die ich früher als „Ölflecke“ bezeichnet habe. Auf welche Weise KLEBS die Stärkekörner als solche identifizierte, gibt er nicht an, vermutlich geschah

es mit Jod. Da aber auch andere Substanzen bei den Peridineen mit Jod eine Bläuung aufweisen (s. o.), ist es durchaus unsicher, ob es sich um Stärkekörner handelt.

Nebenbei sei bemerkt, daß sich in Bakterien z. B. bei *B. amylobacter* ein mit Granulose oder Jogen bezeichnetes amyloseähnliches Kohlenhydrat findet, das sich mit Jodlösung blau bis violett färbt (Benecke 1912). „Amylin"-Körnchen, die sich ebenfalls mit Jod bläuen und keine eigentliche Stärke darstellen, trifft man z. B. auch in *Beggiatoa mirabilis* an (Hinze 1901).

Ist die Jodreaktion allein nicht ausreichend, um die Stärke zu identifizieren, so ergeben sich bei den Peridineen hinsichtlich der Ablagerung der Stärkekörner noch weitere Schwierigkeiten. Auch hierfür mögen einige Stellen aus der genannten Arbeit von Klebs angeführt sein (S. 400).

„An der Innenseite der Chromatophoren liegen die Stärkekörnchen Bütschli (Über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten, Morph. Jahrb. **10** [1884] 536 und Bütschli, Protozooen in Bronns Tierreich, 1883—87, S. 968) hat zuerst für gewisse Peridineen darauf aufmerksam gemacht, daß sich die Stärkekörner nicht in den Chromatophoren, sondern im Plasma befinden. Diese Tatsache ist wenig beachtet worden, obwohl sie im Widerspruch steht zu der in der Botanik anerkannten Auffassung, daß die Stärke sich nur in direkter Verbindung mit den Chromatophoren bildet. Bei den großen Zellen des *Hypnodiniums* kann man sich sicher davon überzeugen, daß die Stärkekörner zwar in der Nähe, aber unabhängig von den gelben Farbstoffplättchen auftreten, ebenso wie es der Fall ist, bei den Paramylumkörnern der Euglenen (Klebs, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen, Unters. Bot Institut Tübingen 1, 1883). Die Stärkekörner sind rundlich bis eckig, häufig schmal keilförmig, abgeplattet; sie zeigen die typische Doppelbrechung und Jodfärbung."

„In bezug auf das Vorkommen von Stärke bei den Peridineen steht man noch vor einer ungelösten Frage. Bei den Süßwasserformen ist die Stärke fast allgemein nachgewiesen worden. Dagegen behauptet Schütt (1895, S. 86 s. o.) auf Grund einer reichen Erfahrung, daß in den Meeresperidineen keine mit Jod blaugefärbten, doppelbrechenden Stärkekörner vorkommen. Nach seiner Meinung tritt nur Fett als Assimilationsprodukt auf. Sowohl Bergh (Der Organismus der Cilioflagellaten, Morph. Jahrb. **7** [1881] 202) für *Ceratium tripos*, wie ich selbst (Klebs, Ein kleiner Beitrag zur

Kenntnis der Peridineen, Bot. Zeitg. **1884**, 737) für verschiedene Meeresformen glaubten Stärke durch die Jodfärbung nachgewiesen zu haben. Aber unstrittig muß die Frage neu geprüft werden: es könnte sich um ähnliche Körper handeln, die Blackmann (Observations on the Pyrocystae, The New Phytol **1**, 1902) bei *Diplodinium lunula* nachgewiesen hat. Sie färben sich mit viel Jod schwarz und werden beim Auswaschen rötlich purpurn, sie sind vielleicht chemisch verwandt, aber nicht identisch mit Stärke. Bei dem *Haplodinium*, das in brackischem Wasser lebt, konnte ich sicher keine Stärke auffinden. Es wäre sehr interessant, wenn es sich bestätigen würde, daß die Süßwasser- und die Meeres-Peridineen sich in bezug auf das Assimilationsprodukt verschieden verhalten. Man müßte hier an einen Einfluß des Kochsalzes denken, für den bisher keine Analogie vorliegt. Wohl ist es bemerkenswert, daß die Mehrzahl der Meeresalgen, alle Phaeophyceen, Florideen, Diatomeen keine echte Stärke erzeugen (vgl. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, 1905, S. 147 ff.). Indessen unterscheiden sich die Süßwasserformen dieser Familien in diesem Punkt nicht von den marinen Arten. Anderseits scheinen die marinen Cladophorenarten doch ebenso stärkehaltig zu sein wie die im süßen Wasser lebenden Formen."

Zusammenfassend können wir über die Stärkebildung bei Peridineen sagen, daß es 1. zweifelhaft ist, ob überhaupt echte Stärke in ihren Zellen auftritt und 2., daß die Stärkekörner, wenn solche überhaupt auftreten, nicht in den Chromatophoren entstehen, also keine Assimilations- sondern Reservestärke darstellen. Schiller (1931, S. 2), ein Monograph der Dinoflagellaten, gibt dem Stärkeproblem folgende vorsichtige Formulierung: „Assimilationsprodukt wahrscheinlich — soweit unmittelbar nach der Entstehung gut nachweisbar — zunächst Stärke, diese bei den Süßwasserformen mehr oder weniger lange bleibend, dagegen bei den marinen wahrscheinlich sogleich in Öl (Fett) umgewandelt und hier oft in großer Menge und prächtig gefärbt in morphologisch sehr verschiedenartiger Form gespeichert."

Sollte sich im Laufe der Zeit der Befund erhärten, daß die Dinoflagellaten nur Chlorophyll a enthalten, dann zweifle ich nicht daran, daß ihnen auch eine primäre Assimilationsstärke fehlt.

3. Die Chlorophyllkomponenten der Heterochloridales, der Chloromonadinae, sowie der Cryptomonadinae konnten wir bis jetzt nicht ermitteln, so daß wir diese Organismen bei unserer Betrachtung zunächst außer Acht lassen müssen. Ver-

mutlich enthalten sie nur Chlorophyll a. Über die Assimilationsprodukte unterrichtet die Tabelle 1.

4. Euglenina e. Das Assimilationsprodukt der Euglenen ist außer Öl ein von Gottlieb (1850) als Paramylon bezeichnetes Kohlenhydrat, dessen chemische Konstitution noch unbekannt ist. Daß die größeren Paramylonkörner, deren mikroskopische Struktur besonders Bütschli (1906) studierte, als Reservestoffe aufzufassen sind, ist unzweifelhaft, fraglich ist es nur, ob bei der Photosynthese in den Chloroplasten bereits Paramylon gebildet wird. „Das Paramylon entsteht wie die Stärke in Abhängigkeit von dem Assimilationsprozeß, wenn sich auch die Zusammenhänge nicht mit der gleichen Exaktheit wie bei der Stärke nachweisen lassen. Jedenfalls aber können die kleineren Körperchen bei längerer Verdunklung gelöst, bei Belichtung neu gebildet werden; die größeren Ringe sah Klebs niemals ganz verschwinden, wohl aber verfolgte er, wie die zentralen weicheren Teile bald gelöst, bald neu gebildet wurden. Offenbar kann gelegentlich die ganze mittlere Öffnung ausgefüllt werden. Was nun den Ort der Entstehung der Paramylonkörper betrifft, so hat Schmitz aus den Vorkommnissen bei *Euglena viridis*, aus der eigenartigen Schalenbildung bei E. granulata geschlossen, daß die Paramylonmassen in direkter Abhängigkeit von den Chlorophyllkörpern entstehen, daß sie sich erst später von diesen loslösen und dann im Protoplasma nicht mehr wachsen können, sondern nur aufgestapelt werden. Allein der Schluß erscheint nicht zwingend, wenn man die zuletzt besprochenen Fälle berücksichtigt: den großen Scheiben resp. Stäben sind Chlorophyllblättchen in größerer Zahl gelegentlich in eigenartiger Anordnung an- resp. aufgelagert, aber es ist, für mich wenigstens, schwer vorstellbar, wie eine Anzahl getrennter Chloroplasten einen einheitlichen, bestimmt geformten Körper bilden könnten.

Gerade durch diese Befunde wird der Gedanke nahegelegt, daß die Paramylonkörper im Plasma der Zelle formiert werden; liegen sie den Chloroplasten auf oder ihnen nahe, so kann das in dem Umstande begründet sein, daß die Materialien für das Paramylon im Chlorophyll ihren Ursprung nehmen und dann sogleich bei ihrem Austritt aus den Farbstoffträgern zu festen Körpern formiert werden. Daß das Zellplasma ohne Farbstoffträger Paramylon bilden könne, wenn nur das Material auf irgendeine Weise gegeben ist, folgt aus den Angaben von Klebs, nach welchem auch farblose *Euglenen* Paramylon bilden, obwohl bei ihnen bislang

keine Spur von Leukoplasten oder etwas Ähnlichem wahrgenommen wurde" (Oltmanns 1922, S. 48).

Daß das Paramylon auch als „Assimilationsparamylon" im Sinne der „Assimilationsstärke" auftreten kann, ist immerhin vorstellbar. Der Befund, daß bei den Euglenen keine Assimilationsstärke auftritt, ist für meine Theorie bedeutsam, da unsere chromatographischen Analysen ergeben haben, daß Chlorophyll b bei *Euglena gracilis* nur spärlich vorkommt. Die Chlorophyllquotienten a/b liegen zwischen 9 und 25. Wie wir später noch an anderen Objekten nachweisen können, geht der Rückbildung des Chlorophylls b die mangelnde Stärkebildung parallel (s. S. 276).

5. Volvocales. Während bei den bisher besprochenen Flagellaten die Verhältnisse hinsichtlich der Assimilationsprodukte noch nicht völlig geklärt sind, steht es außer Zweifel, daß die Volvocalen echte Stärke bilden. „Bei den allermeisten Volvocalen treten Pyrenoide auf: konsistentere Partien im oder am Chromatophoren, die sich mit Kernfarbstoffen intensiver färben und an denen sich Stärke in verschiedener Form abscheidet" (Pascher 1927, S. 30). „Neben der Pyrenoidstärke tritt auch im Chromatophoren Stärke auf (Gegensatz zu den Cryptomonadinen): Stromastärke, natürlich nur Stromastärke bei solchen Formen, die keine Pyrenoide haben Inwieweit bei den pyrenoidführenden Formen die Stromastärke mit der Pyrenoidstärke in Zusammenhang steht, ist völlig unklar" (Pascher 1927, S. 31). Pigmentanalysen von *Volvox* und *Chlamydomonas* ergaben Chlorophyll a und b im normalen Verhältnis. Dieser Befund steht also im Einklang mit meiner Theorie.

Hier ist nun auch der Ort, kurz auf die Frage der Pyrenoide überhaupt hinzuweisen. Diese „sind einer der unklarsten Punkte in der ganzen Zellmorphologie: ja wir wissen derzeit nur soviel. daß die Dinge, die bei den verschiedenen Algen als Pyrenoide bezeichnet werden, wohl den gleichen Aspekt geben, kaum aber untereinander homolog sein dürften (Pyrenoide der Chrysomonaden usw.)" (Pascher 1927, S. 30). Ob die bei den verschiedenen Algen als Pyrenoide bezeichneten Strukturen auch analoge Funktionen ausüben, ist ebenso unklar. Aus diesem Grund habe ich zunächst für unsere vergleichende Betrachtung die Pyrenoidfrage außer acht gelassen. Es wird vielleicht später einmal möglich sein, die Pyrenoidforschung für meine Theorie nutzbar zu machen.

c) Chrysophyceen. Soweit ich aus der Literatur entnehmen konnte, bilden diese Algen keine Assimilationsstärke. v. Lagerheim (1888) erwähnt bei seinen mikroskopischen Unter-

suchungen von *Hydrurus* folgendes: „Stärke, welche von Jod gebläut wird, ist in den Zellen nicht vorhanden." OLTMANNS (1922, S. 7) schreibt: „Im hellen, abwärts gerichteten Vorderende liegen außer den kontraktilen Vakuolen Körner, welche mit Leukosin nicht sicher zu identifizieren sind." Daß *Hydrurus*, das sicherlich keine Assimilationsstärke bildet, nur Chlorophyll a besitzt, ist durch unsere Analysen sichergestellt (s. SEYBOLD, EGLE und HÜLSBRUCH 1941).

d) Heterokonten. Einer der besten Kenner der Heterokonten, PASCHER, hat bereits die Vermutung ausgesprochen, daß der auffallende Stärkemangel dieser Algenklasse mit einem abnormen Verhältnis der beiden Chlorophyllkomponenten in Zusammenhang zu bringen sei (s. S. 262). „Auch über die Assimilate und Reservestoffe sind wir bei den Heterokonten nicht gut unterrichtet. Völlig sicher ist, daß bei den Heterokonten niemals Stärke abgeschieden wird. Dieser Mangel an Stärke ist eine durchgehende Eigenschaft, von der innerhalb der Heterokonten niemals eine Ausnahme gefunden wurde." „In diesem auffallenden Mangel an Stärke stehen die Heterokonten nicht allein, sie teilen ihn mit den Chrysophyceen, Diatomeen, Phaeophyceen und den Chloromonadinen" (PASCHER 1937, S. 108). „Ob aber das Chlorophyll der Heterokonten Chlorophyll a und Chlorophyll b in denselben Mengenverhältnissen aufweist wie Grünalgen oder die höheren Pflanzen, wissen wir nicht. Ich neige zur Meinung, daß bei den Heterokonten ein ähnliches Mengenverhältnis vorliegt wie bei den Paeophyceen, der einzigen Algengruppe, die daraufhin untersucht wurde und bei den sich ein von der grünen Pflanze abweichendes Verhältnis von Chlorophyll a und b feststellen ließ. Dieses Mengenverhältnis dürfte auch bei den Diatomeen und Chrysophyceen vorkommen" (PASCHER 1937, S 105). PASCHER ist mit seiner Vermutung auf dem richtigen Weg: er stützte sich auf das von WILLSTATTER und STOLL für Phaeophyceen ermittelte Komponentenverhältnis $a/b \approx 20$. Inzwischen ist durch unsere Analysen erwiesen, daß die genannten Algenklassen nur Chlorophyll a enthalten. Der auffallende Stärkemangel der Heterokonten findet nun dadurch eine Erklärung, daß deren Plastiden nur die Chlorophyllkomponente a enthalten.

e) Diatomeen „In allen Diatomeen finden wir kleinere oder größere, meistens kugelige, in wechselnder Anzahl auftretende Tröpfchen verbreitet, die sich aus ihrem Verhalten gegen entsprechende Reagentien als Öltropfen erweisen. Sie vermehren sich in ungünstig werdenden Kulturen, verschwinden aber teilweise wieder, sobald den Kulturen bessere Bedingungen, frisches Wasser

besonders, geboten werden, und so sind wir berechtigt, die Öltropfen als Assimilationsprodukt bzw. Reservestoff aufzufassen" (Hustedt 1930, S. 60). Soweit ich sehen kann, ist in den Chromatophoren der Kieselalgen niemals Stärke, allerdings Pyrenoide, beobachtet worden. Die als Reservestoff geltenden Öltröpfchen werden im Zellplasma, also außerhalb der Plastiden, abgelagert. Chlorophyllanalysen mariner Arten und solcher aus dem Süßwasser führten zu dem Ergebnis, daß nur Chlorophyll a vorhanden ist, was mit dem Stärkemangel gemäß meiner Theorie in Einklang steht.

f) Chlorophyceen. Soweit ich feststellen konnte, wird für alle Chlorophyceen, *Vaucheria* ausgenommen (s. w. u.), Stärke als erstes sichtbares Assimilationsprodukt angesehen. Die Assimilationsstärke der Grünalgen wird bekanntlich mit den Pyrenoiden in Zusammenhang gebracht, die bei sehr vielen Chlorophyceen vorhanden sind. „Sie (die Pyrenoide, der Verf.) können in Einzahl oder Mehrzahl in einem Chromatophor auftreten, liegen von diesem allseitig umschlossen und stellen fast homogene kugelige oder längliche Körper dar, in deren Innerem häufig ein Kristalloid erkennbar ist. Ringsum sind sie von zahlreichen, kleinen Stärkekörnchen umgeben, welche bisweilen so dicht liegen und miteinander verklebt sind, daß eine Beschalung der Stärkehülle gebildet wird, deren Mächtigkeit natürlich von Ernährungsbedingungen abhängig ist" (Printz 1927, S. 5).

Die Volvocales, die wir bereits bei den Flagellaten erwähnten, weisen Stärke und beide Chlorophyllkomponenten auf (s. S. 270). Von den Protococcalen, Tetrasporalen, Ulothrichalen, Siphonocladialen und Siphonalen kann dasselbe gesagt werden (s. Printz 1927, Pascher 1914, 1915, 1921). Aus den allgemeinen Angaben, die vor allem Printz hinsichtlich der Stärke und anderer Assimilationsprodukte (z. B. Öl) macht, läßt es sich nicht entnehmen, ob es außer *Vaucheria* auch noch andere Grünalgen gibt, die als Assimilationsprodukt nur Öl und keine Stärke aufweisen. Während bei *Vaucheria* nach vielen Forschern keine Stärkebildung beobachtet wurde, fehlt offenbar *Dichotomosiphon* und *Vaucheriopsis* Öl; in diesen beiden Algen soll dagegen Stärke vorkommen. Bei allen bisher untersuchten Grünalgen trafen wir beide Chlorophyllkomponenten an, ausgenommen bei *Vaucheria*, die nur Chlorophyll a besitzt. Dieser Befund und der merkwürdige Mangel an Stärke bildet, wie auf S. 261 erwähnt, den Ausgangspunkt meiner Theorie. Eine Pigmentuntersuchung von *Dichotomosiphon* und *Vaucheriopsis* könnte der Prüfstein für die Richtigkeit meiner Theorie

sein: Da beide Algen Stärke produzieren, müßten sie im Gegensatz zu *Vaucheria* Chlorophyll a und b aufweisen, falls die auftretende Stärke Assimilationsstärke ist. Leider war es mir bis jetzt nicht möglich, *Vaucheriopsis* und *Dichotomosiphon* auf das Chlorophyll zu prüfen.

TIFFANY (1923[1]) will zwar auch bei *Vaucheria*, die er unter besonderen, allerdings nicht genauer beschriebenen Bedingungen kultivierte, Stärke beobachtet haben:

„It was noted in a previous part of this paper that in *Vaucheria* the principal food reserve is oil. Species of *Vaucheria germinata* and *V. hamata* in continuous artifical illumination stored starch instead of oil. Sometimes there were both starch and oil present at the same time in the coenocyte. In those parts of the coenocyte developed after the plant was placed under artifical illumination starch was the predominant, sometimes entire, food reserve. These species of *Vaucheria* were grown both on moist soil and in water, and the results were practically identical as far as starch formation is concerned“ (S. 93). Eine Nachprüfung dieser Angabe ist bereits eingeleitet. Sollte sich diese Mitteilung bestätigen, so würde dieser Befund nicht ohne weiteres gegen meine Theorie sprechen, da es durchaus denkbar ist, daß *Vaucheria* unter Umständen auch Chlorophyll b bildet. Wir haben bei einer auf Erde wachsenden *Vaucheria*art Spuren von Chlorophyll b gefunden, so daß es durchaus verständlich ist, wenn auch Stärke auftritt. Es ist aber auch möglich, daß die eben erwähnten Spuren von Chlorophyll b von einer anderen Alge herrührten, die sich in das Fadengeflecht von *Vaucheria* eingeschlichen hat. Reinkulturen von *Vaucheria*, die unter verschiedenen Bedingungen wachsen, werden die interessante Teilfrage beantworten können.

Wenn wir von *Vaucheria* und vielleicht noch einigen anderen „Chlorophyceen“ absehen, so ergibt sich bei den Grünalgen ein deutlicher Zusammenhang zwischen Chlorophyll b und der Assimilationsstärke, vor allem, wenn wir einen Vergleich mit den Heterokonten, Diatomeen, Phaeophyceen und Rhodophyceen ziehen

g) Conjugaten. Bereits FAMINTZIN (1867) und KRAUS (1870) haben die Feststellung gemacht, daß im Dunkeln gehaltene *Spirogyra* entstärkt wird und bei Belichtung innerhalb weniger Minuten wieder Stärke bildet. PASCHER (1913, S. 2) hebt folgendes hervor: „Als Assimilationsprodukt tritt in den allermeisten Fällen

[1]) Diese Literaturangabe verdanke ich Herrn Kollegen PASCHER

typische Stärke auf, die oft in großen Mengen (besonders schön zu sehen bei *Zygnema*) die Pyrenoide umgeben." KRIEGER (1933, S. 33) beschreibt die Stärkebildung folgendermaßen ausführlicher:

„Die Bildung der Stärke geschieht entweder gleichmäßig an der ganzen Oberfläche der Pyrenoide oder von unregelmäßig verteilten Initialstellen aus. In der Zeichnung (s. dort) treten die jungen Stärkekörner und die wabige Struktur der Chromatophorensubstanz deutlich hervor."

„Außerhalb der Pyrenoide tritt häufig Stromastärke in größeren Mengen auf. Sie hat meist die Gestalt von Kugeln, deren Größe in derselben Zelle verschieden sein kann." „Die Stromastärke tritt immer später auf als die Pyrenoidstärke."

Die Chloroplasten von *Spirogyra* weisen, wie unsere Analysen ergaben (SEYBOLD, EGLE und HÜLSBRUCH 1941) Chlorophyll a und b auf. Der Befund steht also in Einklang mit der Theorie.

h) Characeen. OLTMANNS (1933, S. 199) erwähnt die photosynthetische Assimilationsstärke bei Characeen. Ich habe mich selbst davon überzeugen können, daß in den Chloroplasten von *Chara* und *Nitella* autochthone Stärkekörner vorhanden sind. Unsere Pigmentanalysen ergaben, daß die Plastiden der Characeen beide Chlorophyllkomponenten enthalten.

i) Phaeophyceen. Daß bei den Braunalgen keine Assimilationsstärke gebildet wird, steht ebenso einwandfrei fest wie die Tatsache, daß deren Chromatophoren kein Chlorophyll b enthalten (s. SEYBOLD, EGLE und HÜLSBRUCH 1941). Nach KYLIN (1915, S. 401) bilden sich aus den bei der Photosynthese entstehenden Monosacchariden Polysaccharide, die keine Stärke sind. Das „Laminarin", das dextrinartige Eigenschaften hat, ist bei mehreren Arten als polymerisiertes Assimilationsprodukt nachgewiesen worden. Dieses Polysaccharid dient auch als Reservestoff, wie Mannit und Öl und das gerbstoffartige Fucosan. Die Aufklärung der chemischen Konstitution des „Laminarins" resp. seiner Komponenten steht, soweit ich sehen kann, noch aus.

k) Rhodophyceen. Sowohl den Meeres- als auch den Süßwasserrotalgen ist nur Chlorophyll a eigen, die Komponente b fehlt ihnen (SEYBOLD, EGLE und HÜLSBRUCH 1941). Daß man in den Rhodophyceen keine mit Jod sich bläuenden, sondern sich rötende Körnchen antrifft, ist von vielen Forschern angegeben worden. Ebenso unbestritten ist, daß die „Florideenstärke", wie man diese Körnchen nennt, niemals in den Chloroplasten angetroffen wird. Die

Florideenstärkekörner liegen entweder im Protoplasma oder sind den Chromatophoren angeheftet. So übereinstimmend diese zytologischen Beobachtungen sind, so sehr gehen die Meinungen über die chemische Natur der „Florideenstärke" auseinander. KOLKWITZ (1900) hält die chemischen Unterschiede zwischen dieser „roten Stärke" und der gewöhnlichen „blauen Stärke" für so gering, daß er den besonderen Namen „Florideenstärke" für überflüssig hält. Daß die Stärkekörner der Rotalgen Doppelbrechung zeigen, ist von mehreren Forschern nachgewiesen worden (s. KYLIN 1937). KYLIN gelang auch der Nachweis, daß die Florideenstärke bei der Hydrolyse Glucose als einziges Monosaccharid ergibt. Er sieht in der Florideenstärke eine besondere Stärkemodifikation, die mit den „roten" und blauen Stärkearten der höheren Pflanzen verwandt, aber mit keiner von beiden identisch ist. COLIN (1934) weist ihr eine Stellung zwischen der gewöhnlichen Stärke und dem Glykogen zu. Unter Hinweis auf KYLIN (1937), der auch die ältere Literatur berücksichtigt, können wir sagen, daß die chemische Natur der Florideenstärke noch genauer zu ermitteln ist. Die Rötung durch Jodeinwirkung deutet darauf hin, daß die Moleküle der Florideenstärke einfacher gebaut sind als die der sich bläuenden Stärke. Vielleicht hat BELZUNG (1887) nicht ganz unrecht, wenn er die Florideenstärke als Amylodextrin ansieht. Für meine Theorie ist die Angabe wichtig, daß die Florideenstärke nicht in den Chromatophoren, sondern im Protoplasma entsteht; sie ist also kein primäres Assimilationsprodukt. Der Mangel an Chlorophyll b macht das Fehlen einer Assimilationsstärke bei den Rotalgen verständlich.

3. *Saccharophile Blätter und ihr Chlorophyllquotient*

BOHM (1857, 1883) machte die Beobachtung, daß in den Chloroplasten der Blätter mancher *Allium*arten und in denen von *Galanthus*, *Hyacinthus* und *Ornithogalum*, sowie in den meisten Plastiden von *Iris*blättern normalerweise keine Assimilationsstärke, sondern Zucker auftritt. Diesen saccharophilen Blättern ließen sich die amylophilen, die bei der Photosynthese in den Chloroplasten Stärke bilden, gegenüberstellen. „Obgleich nun zwischen diesen beiden Arten von Chlorophyllkörnern, den amylumhaltigen und den amylumlosen, keine scharfe Grenze besteht, sondern selbe in ununterbrochener Reihenfolge in einander übergehen, ja selbst bei verschiedenen Individuen derselben Species nicht konstant sind, sondern von unbekannten, vielleicht zufälligen äußeren Verhältnissen. Ir

denen sie sich befinden, abhängen, so glaube ich dennoch, daß auch in dieser Beziehung ein ganz bestimmtes Gesetz bestehe" (Böhm 1883, S. 50). Aus diesem Zitat geht eindeutig hervor, daß die Bildung bzw. der Mangel an Stärke auf physiologische oder physikalische Ursachen zurückführt und daß gewisse Chloroplasten Assimilationsstärke nur unter gewissen Bedingungen bilden. Künstliche Zufuhr von Zucker verursacht bei vielen saccharophilen Blättern Stärkebildung (Böhm 1883, Schimper 1885, Winkler 1898 u. a.). Aus diesen und anderen Versuchen zog Schimper wohl als erster den Schluß, „daß überall im Assimilationsprozeß Glycose gebildet wird, und daß die Stärke aus dieser Glycose entsteht, wenn die Menge derselben in der Zelle ein bestimmtes, je nach der Art ungleiches Maximum überschreitet" (S. 787). „Ob alle Chlorophyllkörner der Stärkebildung fähig sind, mag dahingestellt bleiben. Es ist bei einzelnen Pflanzen, z. B. *Allium cepa*, auch auf sehr konzentrierter Zuckerlösung nicht gelungen, Stärkebildung hervorzurufen. Möglicherweise ist die dazu nötige Konzentration der Lösung in der Zelle noch nie erreicht worden; wahrscheinlich erscheint es mir jedoch, daß die Chlorophyllkörner dieser Pflanzen, die Fähigkeit der Stärkebildung, welche ja bei den übrigen Pflanzen sehr ungleich ist, ganz eingebüßt haben" (letzte Sperrung von mir) (S. 787). A. Meyer (1885), der sich eingehend mit der Frage der Stärkebildung in den Blättern beschäftigte, kommt zu folgendem, für unser Problem wichtigen Schluß, „daß die Nichterzeugung von Stärke auf der geringen Fähigkeit des Plasma beruht, Kondensationen auszuführen, scheint mir daraus hervorzugehen, daß keine Stärke abgelagert wird, wenn man die Zellen zur Anhäufung von Zucker zwingt" (S. 505, Sperrung von mir). Mit diesen Zitaten wird eindeutig zum Ausdruck gebracht, daß zu der Stärkebildung nicht nur eine gewisse Zuckerkonzentration erforderlich, sondern auch ein protoplasmatischer Faktor ausschlaggebend ist. Dieser ist gemäß meiner Theorie in der Chlorophyllkomponente b und deren protoplasmatischen Agens zu sehen (s. S. 281).

Meine Auffassung findet in der Tat durch die Chlorophyllanalysen saccharophiler Blätter eine Stütze. Wie die Tabelle 2 zeigt, weisen eine Reihe monokotyler Pflanzen ungewöhnlich hohe Chlorophyllquotienten a/b auf, wenngleich sich auch Fälle finden,

bei denen diese Verhältniszahl normal ist und trotzdem keine Assimilationsstärke nachweisbar war. Unter Hinweis auf das Zitat von BÖHM scheinen selbst bei verschiedenen Individuen einer Art mehr oder weniger große Abweichungen bei dem Chlorophyllquotienten aufzutreten, was darauf hindeutet, daß die Chlorophyll-b-Ausbildung in verschiedenem Grad gehemmt ist. Ich behalte mir eine umfassendere Untersuchung der Monokotylen bezüglich des Chlorophyllquotienten und der Kohlenhydratausbildung vor, kann aber jetzt schon mit den in Tabelle 2 mitgeteilten Daten den Beweis erbringen, daß die Reduktion der „stärkepolymerisierenden Komponente b" sich in vielen Fällen in einer Verminderung ihres Pigmentanteils ausdrückt.

Tabelle 2

mg Pigment pro 10 g Frischgewicht

	Chlorophyll a	Chlorophyll b	Carotin c	Xanthophyll x	$\frac{a}{b}$	$\frac{x}{c}$	$\frac{a+b}{c+x}$
Allium cepa	7,8	1,20	0,35	1,29	**6,5**	3,6	3,4
Allium fistulosum . .	7,3	1,05	0,60	1,58	**7,0**	2,6	2,4
A. fistulosum (Johannislauch)	4,9	0,52	0,26	1,32	**9,3**	5,1	2,1
desgleichen andere Pflanzen	8,1	1,19	0,47	1,46	**6,8**	3,1	3,0
Allium schoenoprasum .	12,0	1,58	0,65	2,48	**7,6**	3,8	2,7
Allium porrum	10,5	1,27	0,59	2,50	**8,3**	4,2	2,3
desgl. andere Sorte . .	8,0	1,36	0,39	1,42	**5,9**	3,6	3,2
Asphodulus luteus . .	13,6	1,42	0,77	3,43	**9,5**	4,4	2,2
Iris germanica . . .	10,6	1,42	0,51	1,89	**7,5**	3,7	3,1
desgl. andere Sorte . . .	11,8	2,03	0,64	1,82	**5,8**	2,8	3,4
Gladiolus	13,4	3,03	0,66	2,03	**4,4**	3,1	3,8
Galanthus nivalis	16,4	4,10	0,83	2,78	**4,0**	3,4	3,5
Leucojum vernum . . .	17,0	3,40	0,55	3,16	**5,0**	5,7	3,4
Crocus vernus	26,6	6,20	1,46	4,66	**4,3**	3,2	3,3
desgl. andere Sorte . .	31,7	6,83	1,38	4,36	**4,6**	3,2	3,5

Die Rückbildung des Chlorophylls b läßt sich zunächst eindeutig nur aus dem hohen Quotienten beider Komponenten ableiten. Ob die Chloroplasten der saccharophilen Blätter absolut weniger Chlorophyll b enthalten als die amylophilen, muß noch entschieden werden. Die üblichen Bezugseinheiten des Frischgewichts, des Trockengewichts und der Fläche sind zur Entscheidung dieser Frage nicht geeignet; es müssen weitere Messungen abgewartet werden. In der geplanten vergleichend-physiologischen Untersuchung der monokotylen Pflanzen soll auch diese Frage eine Bearbeitung erfahren.

A. Meyer (1885) hat außer bei den Monokotylen eine Reihe a̧derer Pflanzenfamilien aufgefunden, deren Blätter „wenig“ oder „sehr wenig Stärke“ ausbilden. Bemerkenswert ist, daß er z. B. „in den Blättern von *Astrantia major, Eryngium ebracteatum, aquaticum, pandanifolium, planum* keine, oder nur äußerst wenig Stärke“ fand (S. 451). „Die *Eryngien* mit ihren den Blättern der Monokotylen im Bau nahstehenden Assimilationsorganen sind deshalb noch von besonderem Interesse, weil ihr Verhalten darauf hindeutet, daß die anatomische Struktur der Blätter vielleicht in Korrelation mit der Fähigkeit der Stärkespeicherung steht. Auch das Verhalten einiger *Gentiana*arten läßt den gleichen Schluß zu; so z. B. findet man in den Blättern von *Gentiana lutea, pannonica, purpurea* nur sehr selten Stärke und dann so geringe Mengen der letzteren, daß ich sie in früheren Jahren niemals finden konnte und deshalb die Blätter für stärkefrei erklärte“ (S. 451). Eine Pigmentanalyse der Blätter von *Eryngium bromelifolium* ergab einen Chlorophyllquotienten a/b = 5,2, während *Eryngium alpinum* einen solchen von 3,7 hatte (s. Seybold und Egle 1940).

Die hohen Chlorophyllquotienten, die wir bei anderen Alpenpflanzen ermittelt haben, gewinnen an Bedeutung, wenn wir sie nicht nur mit dem Lichtfeld (wie wir es bisher taten), sondern mit der Kohlenhydratbildung in Zusammenhang bringen. Im Hinblick auf die Feststellung von A. Meyer ist es bemerkenswert, daß die hohen Chlorophyllquotienten besonders bei einigen Compositen. außerdem bei *Gentiana punctata* und *Saxifraga*-Arten auftraten. Henrici (1926) hat festgestellt, daß bei niederen Temperaturen die Photosynthese mancher Alpenpflanzen keine Stärke, sondern Zucker liefert. Die osmotisch wirksame Zuckeranhäufung mag im Dienste der erschwerten Wasserversorgung stehen und vornehmlich als „Kälteschutzstoff“ im Sinn einer Gefrierpunktserniedrigung der Zellflüssigkeit dienen. Es ist nun durchaus möglich, daß sich die bevorzugte Zuckerbildung mancher Alpenpflanzen auch in der Ausbildung des Chlorophyllsystems ausdrückt, und zwar derart, daß das Glucose liefernde Chlorophyll a gegenüber dem stärkepolymerisierenden Chlorophyll b gefördert ist. Daß manche Alpenpflanzen extrem hohe Chlorophyllquotienten besitzen, ist sichergestellt, ob sich dieses Ergebnis aber in eine einfache Beziehung zur Kohlenhydratbildung bringen läßt, bedarf freilich noch einer besonderen Untersuchung.

Bei künftigen Ermittlungen der Tagesschwankungen des Stärke- und Zuckergehaltes der Blätter, die besonders Walter (1931) her-

vorhebt, wird es sich lohnen, das Verhältnis der beiden Chlorophylle der Versuchsblätter zu ermitteln. Wenn bei typischen Stärkeblättern die täglichen Schwankungen des Zuckergehaltes gegenüber denjenigen des Stärkegehaltes relativ gering sind, so wäre es denkbar, daß die typischen Stärkeblätter kleinere Chlorophyllquotienten aufweisen als die Zuckerblätter mit stark schwankendem Zuckergehalt. Ohne der experimentellen Entscheidung vorzugreifen, halte ich es für möglich, daß die Sonnen- und Schattenblätter eines Baumes, die verschieden hohe Quotienten aufweisen (Seybold und Egle 1937), sich auch in ihrem Zucker- und Stärkegehalt unterscheiden. Wenn diese vermutete Beziehung auch keine experimentelle Bestätigung erfahren sollte, so würde das meiner Theorie von der Stärkebildung durch das Chlorophyll b keinen Abbruch tun, sondern es wäre sodann eben erwiesen, daß bei den amylophilen Blättern eine einfache Beziehung zwischen dem Komponentenverhältnis der Chlorophylle a und b und dem „Zucker-Stärke-Spiegel" der Kohlenhydratsynthese nicht besteht.

Daß bei vielen monokotylen und gewissen dikotylen Pflanzen, die normalerweise keine Assimilationsstärke in den Chloroplasten bilden, eine Bildungshemmung des Chlorophylls b und seines protoplasmatischen Agens vorhanden ist, kann nicht mehr bezweifelt werden. Bei *Neottia nidus avis* ist diese Reduktion bis zu einem gänzlichen Mangel an Chlorophyll b vorangeschritten (Seybold und Egle 1937), während die Blütenstände von *Coralliorrhiza innata* einen Chlorophyllquotienten a/b = 5,5 aufweisen. Da in den Chlorophyll a enthaltenden Blütenständen von *Neottia* jedoch Stärke nachweisbar ist, wird man vielleicht gerade diesen Befund gegen die Richtigkeit meiner Theorie ins Feld führen wollen. Weber (1921) hat aber bei völlig im Dunkeln gewachsenen *Neottia*pflanzen ebenfalls Stärke nachweisen können, so daß es sich um keine Assimilationsstärke der Chloroplasten handeln kann. Diese Stärke ist also auf keinen Fall auf photosynthetischem Weg entstanden. Zudem ist es sehr fraglich, ob *Neottia* überhaupt zur Photosynthese befähigt ist (Willstätter und Stoll 1918, Montfort und Küsters 1940). Die Stärkebildung von *Neottia* ist chemosynthetischer Natur und daher als Einwand gegen meine Theorie hinfällig.

Daß die experimentell erzwingbare Stärkebildung bei saccharophilen Blättern nicht in Widerspruch mit meiner Theorie steht, sondern sie dadurch eine Erhärtung erfährt, wird uns im nächsten Abschnitt beschäftigen.

Bevor die Theorie und die scheinbaren Gegenargumente dargestellt werden, sei noch auf das Analysenergebnis der sog. „ergrünten Leukoplasten“ hingewiesen, wie sie sich bei *Pellionia* finden. Ihr Chlorophyllquotient betrug im Mittel etwa 2. Während die Chloroplasten mancher saccharophiler Blätter hohe Quotienten aufweisen, sind offensichtlich die Reservestärke bildenden „grünen Leukoplasten“ verhältnismäßig reich an Chlorophyll b. Ob diese Leukoplasten außerdem noch primäre Assimilationsstärke bilden können, ist eine offene Frage.

4. Die Theorie und die Entkräftung der Gegenargumente

Meine Theorie der photosynthetischen Bildung der Assimilationsstärke stützt sich einerseits auf die vergleichende Untersuchung der Chlorophyllkomponenten der Algen und ihre Assimilationsprodukte und andererseits auf die Zuckerbildung gewisser Blätter, die normalerweise keine Assimilationsstärke bilden. Wir haben gesehen, daß nur diejenigen Algen Assimilationsstärke aufweisen, die ein normales Verhältnis der beiden Chlorophyllkomponenten besitzen, wie es auch zahlreichen Laubblättern, deren Chloroplasten Assimilationsstärke bilden, eigen ist ($a/b = 2$—5). Alle Algen, die kein Chlorophyll b besitzen, kennzeichnen sich durch den Mangel an Assimilationsstärke. Die saccharophilen Blätter, denen in der Regel die Stärkebildung in den Plastiden abgeht, weisen eine „Rückbildung“ des Chlorophylls b auf, was in einer Erhöhung des Quotienten a/b zum Ausdruck kommt.

Ich bin mir im klaren, daß die beiden Beweisreihen nur Indizien für die Richtigkeit meiner Theorie sein können, der direkte, allerdings schwer zu erbringende experimentelle Beweis aber noch aussteht. Meine Hypothese, daß die vom Chlorophyll a gebildeten Monosaccharide in den Chloroplasten zu Stärke polymerisiert werden und dieser Prozeß durch das Chlorophyll b ausgeführt wird, erfordert noch weitere Untersuchungen. Ebenso unbewiesen ist die Annahme, daß die Polymerisation der Monosaccharide ein photosynthetischer Vorgang ist. Solange mir kein gangbarer Weg zur experimentellen Prüfung meiner Theorie bekannt ist, müssen wir uns mit indirekten Beweisen begnügen, wie bei vielen Teilreaktionen der Photosynthese überhaupt. Vor allem muß ich jedoch nunmehr einige Einwände entkräften, die auf experimentelle Ergebnisse gestützt, gegen meine Theorie ins Feld geführt werden könnten.

Ehe wir uns mit diesen Einwänden befassen, ist es notwendig, kurz darauf hinzuweisen, daß wir die spezifisch funktionellen Ver-

schiedenheiten der beiden Chlorophylle nicht allein auf ihre chemische Farbstoffkomponente, sondern auch auf ihr protoplasmatisches Agens zurückführen müssen. Für die Photosynthese der Kohlenhydrate ist dieses bekanntlich von ausschlaggebender Bedeutung. Versuche von WILLSTÄTTER und STOLL (1918) haben ergeben, daß chlorophyllarme Blätter gelber Varietäten, sog. Aureaformen, eine um ein vielfaches (7—17fach) höhere Assimilationszahl aufweisen als die vergleichbaren, normal grünen Stammformen. Unter der Assimilationszahl wird die stündliche Leistung von assimiliertem Kohlendioxyd, bezogen auf 1 g Chlorophyll, verstanden. STOLL (1938) hat in den letzten Jahren im Anschluß an andere Forscher, vor allem LUBIMENKO (1921) und BAAS-BECKING (1935, 1937) das Chlorophyll als „assimilierendes Ferment, in Analogie zu den heute geltenden Vorstellungen über den Bau der Fermente aus prosthetischer Gruppe und Kolloid" angesprochen und dafür Belege erbracht, daß das Chlorophyll im Chloroplasten an ein Kolloid, vermutlich an Eiweiß, gebunden ist. STOLL hat für das chlorophylltragende Chloroplastenkolloid die Bezeichnung „Chloroplastin" vorgeschlagen. „Es sei in diesem Zusammenhang auf Analogiefälle bei anderen Naturstoffen hingewiesen, z. B. auf das Hämoglobin. das gelbe Atmungsferment, das Pigment der Crustaceen, in welch letzterem das sauerstoffempfindliche Carotinoid Astacin als relativ stabile Eiweißverbindung vorkommt" (STOLL 1938, S. 232). Daß die Chlorophyllfarbstoffe allein, ohne das intakte protoplasmatische Agens keine Photosynthese ausführen, ist bekannt.

Ob übrigens die Carotinoide, Carotin und Xanthophyll, ein notwendiger Bestandteil des assimilierenden Fermentkomplexes bzw. des Chloroplastins sind, ist fraglich. Welche Funktion die Carotinoide der Chloroplasten ausüben ist noch völlig ungeklärt.

Wenn bei der bisherigen Darstellung meiner Theorie von den Chlorophyllen a und b schlechthin gesprochen wurde, so müssen wir nunmehr stets im Auge behalten, daß das protoplasmatische Agens für die spezifische Leistung bei der Photosynthese maßgebend beteiligt ist. Welchen Namen wir dem in vivo zur Assimilation des Kohlendioxyds befähigten Pigmentkomplex (= Farbstoff + protoplasmatisches Agens) geben wollen, sei dahingestellt. Sprechen wir zunächst von einem photosynthetischen Ferment a und b oder in Anlehnung an STOLL von Chloroplastin a und b.

Allgemein herrscht die Auffassung, daß die Stärkebildung mit der Photosynthese als chemischem Vorgang in keinem direkten Zusammenhang steht, da vor allem Blätter, die durch längeres Ver-

dunkeln „entstärkt" wurden, bei Zufuhr von Zucker auch im Dunkeln in den Chloroplasten Stärke bilden (WINKLER 1898). Dieser Befund, der wiederholt bestätigt wurde, spricht jedoch nicht gegen meine Theorie. sondern zeigt nur auf, daß die Stärkebildung in den Chloroplasten auch auf chemosynthetischem Wege möglich ist, wie z. B. in den Leukoplasten.

Daß die Bildung der Assimilationsstärke nur in solchen Chloroplasten eintritt, die die Chlorophyllkomponente b besitzen, dürfte eindeutig aus unseren bisherigen Betrachtungen hervorgehen. Da das Chlorophyll a bei der Photosynthese Monosaccharide bildet, so liegt die Annahme nahe, dem Chlorophyll b ebenfalls eine photosynthetische Funktion zuzuordnen, nämlich die der Stärkepolymerisation.

Wenn zur Bildung von 1 g Glucose 3750 cal erforderlich sind, so enthalten die aus dieser Menge Monosaccharid sich bildenden 0,91 g Stärke etwa 3806 cal (Verbrennungswärme von 1 g Stärke = 4183 cal)[1]). Energetisch gesehen werden also bei der Bildung der Glucose wesentlich größere Energiemengen umgesetzt als bei der Polymerisation der Stärke. Welche Energieanteile bei der Bildung der Monosaccharide auf die photochemische (Lichtreaktion) und auf die chemische (Dunkel-) Reaktion entfallen, ist noch ungeklärt. Somit können wir vorderhand die Unterschiede der Energieumsätze von Chlorophyll a bei der Bildung von Zucker und von Chlorophyll b bei der Stärkeumwandlung nicht vergleichend betrachten. In welcher Weise sich diese Vorstellung in die verschiedenen theoretischen Auffassungen des chemischen Ablaufes der Photosynthese einordnet, muß abgewartet werden.

Ein weiterer naheliegender Einwand ist der, daß die spezifische Leistung der beiden Chlorophylle, die in ihrer chemischen Konstitution annähernd „übereinstimmend" sind (s. S. 257), so außerordentlich verschieden sein soll.

Aus der Biochemie lassen sich aber leicht zahlreiche Beispiele anführen, daß geringe chemische Unterschiede im Molekülbau physiologisch völlig verschiedene Reaktionen bedingen. Als Provitamin A kommen bekanntlich nur Carotin und Kryptoxanthin in Frage, nicht dagegen z. B. Xanthophyll und Lycopin. Dieser und andere Vergleiche können naturgemäß den Einwand nicht völlig entkräf-

---

[1]) Bei der energetischen Berechnung, die ich in dem Heidelberger Akademiebericht mitteilte, ist mir ein Versehen unterlaufen, worauf mich Herr Kollege O. SCHMIDT in dankenswerter Weise hinwies. Es ist nicht statthaft, die energetischen Werte von 1 g Glucose mit 1 g Stärke zu vergleichen.

ten. Es ist übrigens füglich zu bezweifeln, ob man die Unterschiede in der chemischen Konstitution der beiden Chlorophylle als gering ansehen kann (s. Fischer-Orth 1940), ganz abgesehen davon, daß wir noch nicht wissen, in welcher Hinsicht sich ihre protoplasmatischen Komponenten unterscheiden.

Für die Auffassung, daß die Polymerisation der Assimilationsstärke ein photosynthetischer Prozeß ist, spricht zunächst nur die Beteiligung des Chlorophylls b, also eines Farbstoffes. Es ist übrigens durchaus denkbar, daß ein Teil der Lichtabsorption dieses Pigmentes in der gleichen Weise verwertet wird, wie der Energiebetrag, den das Chlorophyll a absorbiert.

Der stärkste Einwand, der gegen die Theorie der Polymerisation der Assimilationsstärke durch das Chlorophyll b gemacht werden kann ist der, daß die Stärkebildung im Dunkeln normalerweise in den Leukoplasten und bei Zuckerzufuhr auch bei verdunkelten Chloroplasten erfolgt (Winkler 1898). Mit diesen Tatsachen ist jedoch meine Theorie in Einklang zu bringen.

Ein Vergleich mit einem anderen physiologischen Prozeß mag erhellen, daß zwischen der hier verfochtenen Photosynthese der Assimilationsstärke in den Chloroplasten und der Stärkesynthese im Dunkeln kein unüberbrückbarer Gegensatz besteht.

Die Dissimilation verläuft bekanntlich mit oder ohne Sauerstoffaufnahme. Wenn bei diesem Prozeß zwei physiologisch gangbare Wege vorhanden sind, so erscheint es mir wohl möglich, daß auch die Stärkebildung auf zweierlei Weise erfolgen kann: erstens durch Chemosynthese und zweitens durch Photosynthese. Diese ist mit einem vom Licht stammenden Energiegewinn bzw. mit einer Ersparnis an organischer Substanz verbunden, setzt aber ein besonderes Pigment, nämlich das Chlorophyll b samt seinem protoplasmatischen Agens voraus; jene verläuft aber im Dunkeln, und der Stärkebildung muß eine gewisse Menge von organischer Substanz geopfert werden, um die erforderliche Energie zur Stärkesynthese zu erhalten. Wie viele Organismen normalerweise nur die Sauerstoffatmung ausüben und nur bei Sauerstoffmangel zur intramolekularen Dissimilation übergehen, so werden die Blätter der höheren Pflanzen bei Lichtmangel die Photosynthese der Stärke gegen eine Chemosynthese dieses Kohlenhydrats eintauschen, vorausgesetzt, daß ihnen genügend Zucker zur Verfügung steht. Wenn Klebs (1888) feststellen konnte, daß die Chlorophyll a- und b-haltige Jochalge *Zygnema* im Dunkeln zwar aus

Glyzerin, nicht aber aus Zucker Stärke bildet, so beweist diese Beobachtung nicht, daß das Chlorophyll b keine Photosynthese ausführt, sondern nur, daß Stärke auch auf anderem Wege aus bestimmten organischen Stoffen gebildet werden kann. Ein wesentlicher Unterschied zwischen der photosynthetischen und chemosynthetischen Stärkebildung besteht vermutlich darin, daß letztere in den Chloroplasten nur aus starken Zuckerlösungen, während erstere aus schwachen Zuckerkonzentrationen erfolgt. Für diese Auffassung sprechen die Beobachtungen, daß bei Algen schon innerhalb weniger Minuten Belichtung Assimilationsstärke nachweisbar ist (s. S. 273), während die Stärkebildung im Dunkeln in den Chloroplasten nur bei Zufuhr starker Zuckerkonzentrationen eintritt.

Die Chloroplasten saccharophiler Blätter, die in der Regel keine Stärke bilden, haben die Fähigkeit, aus Zucker diesen Stoff zu polymerisieren, mehr oder weniger eingebüßt. Nur bei künstlicher Zufuhr größerer Zuckermengen kann bei ihnen Stärkebildung erzwungen werden. Daß diese Rückbildung des Chloroplastins b auch in der Ausbildung des Pigmentanteils zum Ausdruck kommen kann, läßt sich der Tabelle 2 entnehmen. In den Fällen, in denen saccharophile Blätter normale Chlorophyllquotienten aufweisen, erstreckt sich die Reduktion offensichtlich nicht auf die Farbstoffbildung, sondern nur auf das protoplasmatische Agens. Daß die Plastiden saccharophiler Blätter zur Stärkebildung gezwungen werden können, setzt das Vorhandensein des Chloroplastins b voraus, das jedoch „träger arbeitet“ als bei den amylophilen Blättern.

Aus einer Arbeit von A. Müller (1904), die sich mit den Assimilationsgrößen von Zucker- und Stärkeblättern befaßt, läßt sich ein für meine Theorie wichtiges Argument entnehmen: die photosynthetische Stoffproduktion der amylophilen Blätter übertrifft nämlich die der saccharophilen erheblich. Die Stärkeblätter zeigen zudem im allgemeinen „ein langsames Ansteigen in der Assimilation“, „während die Zuckerblätter bald eine bestimmte Höhe erreichen, auf der sie, von individuellen Schwankungen abgesehen, mit annähernder Konstanz verharren“ (S. 771/72). Offensichtlich macht sich bei den Assimilationskurven der saccharophilen Blätter ein begrenzender Faktor geltend, der sicherlich nicht auf einem Chlorophyllmangel an sich beruht, da der Chlorophyllgehalt vieler Zuckerblätter pro Frischgewichts- und pro Flächeneinheit nicht geringer ist als bei Stärkeblättern. Vielmehr tritt bei der verminderten Photosynthese der Zuckerblätter der Mangel des aktiven stärkepolymerisierenden Fermentes in Erscheinung.

Die Bildung der Assimilationsstärke verschafft einer Pflanze erhebliche physiologische Vorteile. Bekanntlich tritt durch die photosynthetische Zuckerbildung eine Erhöhung des osmotischen Wertes und damit unter Umständen eine Zunahme des Turgors der Zelle ein. Durch die Stärkesynthese wird die aus der Assimilation gewonnene Substanz osmotisch inaktiv. Da die Stärke innerhalb der Chloroplasten im Bedarfsfall wieder zu Zucker abgebaut werden kann, erscheint das „Stärkedepot" als ein physiologisches Regulationssystem. Es ist eine bekannte Tatsache, daß stärkehaltige Blätter bei längerem Verdunkeln stärkefrei werden; in diesem Fall wird also das „Stärkeguthaben" in Anspruch genommen. Alle Pflanzen, die keine Assimilationsstärke bilden, müssen ihre photosynthetisch gebildeten Zucker ableiten, damit in ihren Chloroplasten bzw. Zellen die Zuckerkonzentration nicht zu hoch wird. Nach dem Massenwirkungsgesetz ließe es sich denken, daß eine zu hohe Glucosekonzentration den photosynthetischen Prozeß hemmt. Daß bei stärkerer künstlicher Zuckerzufuhr die Assimilation zum Stillstand kommt, ist experimentell bestätigt worden (Lundegårdh 1914, Horn 1923, Winkler 1898). Für die höheren Pflanzen, die alle Chlorophyll a und b führen, bringt die Bildung der Assimilationsstärke noch einen weiteren Vorteil: Während der Nacht, in der die Photosynthese ruht, können die Blätter laufend Zucker liefern, der aus dem Stärkedepot stammt und zu wachsenden Organen oder zu Speicherorganen abgeleitet wird.

Lundegårdh (1914) hat im Rahmen einer Untersuchung über die Bedingungen der Bildung und Auflösung der Stärke in Geweben folgende Frage aufgeworfen und beantwortet: „Müssen wir uns das System Stärke $\rightleftarrows$ Zucker in der Weise vorstellen, daß auf die Erhöhung der Konzentration des Zuckers notwendig eine entsprechende Zunahme der Stärkemenge stattfindet? Die Frage ist verneinend zu beantworten, und zwar aus folgenden Gründen. Wie schon eingangs erwähnt wurde, ist die Reaktion Zucker $\rightarrow$ Stärke sicher gegliedert. Nach allem, was wir wissen, werden die betreffenden Reaktionen durch Enzyme beherrscht. Ohne Enzym verläuft die Stärkesynthese wahrscheinlich außerordentlich langsam. Also hilft es wenig, wenn die Zuckerkonzentration zunimmt und das Enzym nicht dabei ist. Das Enzym wird aber vom Protoplasma produziert und diese Produktion wird natürlich regulativ beherrscht."

Wenn man das photosynthetische Ferment Chlorophyll a als einen maßgebenden Faktor der Zuckersynthese, das photosynthetische Ferment Chlorophyll b als einen photodynamischen Faktor

der Stärkesynthese bezeichnet, so ist damit eine Arbeitshypothese für weitere Untersuchungen hinsichtlich der enzymatischen Reaktionen der Kohlenhydratbildung und -verwandlung gegeben. Diese Vorstellung macht es verständlich, daß nur diejenigen Pflanzen photosynthetische Stärke bilden, die über das Chloroplastin b verfügen. Alle Pflanzen, die nur die Chlorophyllkomponente a besitzen, müssen ihre höheren Kohlenhydratverbindungen auf chemosynthetischem Wege aus den vom Chloroplastin gelieferten Monosacchariden bilden. Außerdem ist es begreiflich, daß das Chlorophyll b gegenüber Chlorophyll a in geringerer Menge in den Chloroplasten vorhanden ist, da zur Bildung eines Stärkemoleküls zahlreiche Monosaccharidmoleküle erforderlich sind. Schließlich wird es auch verständlich, daß die Suche nach einer Pflanze, die nur Chlorophyll b und kein Chlorophyll a besitzt, bisher vergeblich war und vergeblich sein wird. Das Chloroplastin a muß dem Chloroplastin b „vorarbeiten". Wenn das Chlorophyll b und sein protoplasmatisches Agens wie bei vielen Monokotylen und manchen Dikotylen in der Ausbildung gehemmt ist (s. S. 275), so unterbleibt die Stärkebildung und kann meist nur durch künstliche Zuckerzufuhr erzwungen werden. Diejenigen Algen, denen die Komponente b fehlt, sind zur Bildung der Assimilationsstärke unfähig. Auch unsere bisherigen Untersuchungen über die Höhe des Chlorophyllquotienten a/b bei Pflanzen verschiedener Standorte werden in ein neues Licht gerückt. Es ist durchaus denkbar, daß die Sonnenpflanzen mit ihrem relativen Reichtum an Chlorophyll a mehr Zucker und weniger Stärke produzieren als die Schattenpflanzen. Weitere Versuche müssen auch lehren, ob die chlorophyllarmen Blätter gelber Varietäten (s. S. 281), die im allgemeinen sehr hohe Quotienten Chlorophyll a : Chlorophyll b aufweisen, sich hinsichtlich ihres Kohlenhydratstoffwechsels anders verhalten als die vergleichbaren, normalgrünen Stammformen.

Weitere Untersuchungen, die bereits eingeleitet sind, werden die Theorie der verschiedenen physiologischen Leistung der beiden Chlorophyllkomponenten erhärten müssen.

Literaturverzeichnis

L. M. G. Baas-Becking, The state of chlorophyll in the plastids. Proc. VI. Int. Bot. Kongr. Amsterdam **2** (1935) 265 — Ders. und E. A. Hanson, Note on the mechanism of photosynthesis. Proc. Akad. Wet. Amsterdam **40** (1937) 752. — E. C. C. Baly, The kinetics of photosynthesis. Proc. roy. Soc. London (B) **117** (1935) 218. — E. Belzung, Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. sc nat Bot **5** (1887) 7. — W.

BENECKE, Bau und Leben der Bakterien. Leipzig und Berlin 1912. — J. BÖHM, Über Stärkebildung aus Zucker. Botan. Zeitg. **41** (1883) 33. — E. BRUNS, Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora **79** (1894) 159. — O. BÜTSCHLI, Notiz über die sog. Florideenstärke. Verh. d. naturh. med. Vereins Heidelberg, N. F. **7** (1903) 519. — Ders., Beiträge zur Kenntnis des Paramylons. Arch. f. Protistenkunde **7** (1906) 197. — F. BUKATSCH, Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpiner Pflanzen. Zsch. f. d. ges. Naturw. **5** (1939) 263. — H. COLIN, Sur l'amidon des Floridées Comp. rend. Acad. Science **199**, 1934. — Ders., Le sucre des Floridées. Bull. Muséum d'hist. nat. **6** (1934) 2. — CH. DHÉRÉ, La spectrochimie de fluorescence dans l'étude des produits biologiques. Fortschr. d. Chemie org. Naturstoffe **2** (Wien 1939) 301. — K. EGLE, Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Planta **26** (1937) 546. — A. FAMINTZIN, Die Wirkung des Lichtes auf Spirogyra. Mélanges biolog. de St. Petersburg **6** (1867) 277. — H. FISCHER und ST. BREITNER, Vergleichende Oxydation des Chlorophyllids und einiger Abkömmlinge. LIEBIGs Ann. Chemie **522** (1936) 151. — H. FISCHER und H. ORTH, Die Chemie des Pyrrols. II. Band, 2. Hälfte Leipzig 1940. — L. GEITLER, Cyanophyceen. PASCHERs Süßwasserflora. Heft 12. Jena 1925. — Ders., Cyanophyceae, RABENHORSTs Kryptogamenflora **14**, Leipzig 1932 — J GOTTLIEB, Über eine neue, mit Stärkemehl isomere Substanz. Ann. d. Chemie und Pharmacie **75** (1850) 51. — M. HENRICI, Zweigipfelige Assimilationskurven mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese alpiner phanerogamer Schattenpflanzen und Flechten. Verh d Naturf. Ges. Basel **32** (1921) 107. - G. HINZE, Über den Bau der Zellen von Beggiatoa mirabilis Cohn Ber. d deutsch. Bot. Ges. **19** (1901) 369. — F. HUSTEDT, Die Kieselalgen. RABENHORSTs Kryptogamenflora **7**, Leipzig 1930. — G KLEBS, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. bot Inst. Tubingen **2** (188) 489. - Ders., Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. Verh. d naturh med Vereins Heidelberg. N F. **11** (1912) 369. — R. KOLKWITZ, Beitrage zur Biologie der Florideen (Assimilation, Stärkeumsatz und Atmung) Ber. d deutsch Bot. Ges. **17** (1899) 247 — G. KRAUS, Einige Beobachtungen über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. Jahrb. f. wiss. Bot. **7** (1870) 511. — W. KRIEGER, Die Desmidiaceen. RABENHORSTs Kryptogamenflora **13**, Abt. 1, Leipzig 1933 — H. KYLIN, Untersuchungen uber die Biochemie der Meeresalgen. Zsch f. physiol. Chemie **94** (1915) 337 — Ders., Anatomie der Rhodophyceen. In LINSBAUERs Handbuch der Pflanzenanatomie. II Abt, Bd. 6, Berlin 1937. — G v LAGERHEIM, Zur Entwicklungsgeschichte von Hydrurus. Ber d. deutsch. Bot. Ges. **6** (1888) 73 - W N. LUBIMENKO, De l'état de la chlorophylle dans les plastes. Comp. rend. Acad. Sciences **173** (1921) 365 — H LUNDEGÅRDH, Einige Bedingungen der Bildung und Auflösung der Stärke. Jahrb f. wiss. Bot. **53** (1914) 421. - A MEYER, Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Botan. Zeitg **43** (1885) 417. — C. MONTFORT und G. KÜSTERS, Saprophytismus und Photosynthese I. Botan. Arch **40** (1940) 571 — A. MÜLLER, Die Assimilationsgroße bei Zucker- und Stärkeblättern. Jahrb. f. wiss. Bot. **40** (1904) 443 - K. NOACK, Photosynthese. Handwörterbuch der Naturwissensch. 2. Aufl. **7** (1932) 965 — F OLTMANNS, Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl, Bd. 1—3. Jena 1922–23. - A. PASCHER, Flagellatae 2. PASCHERs Süßwasserflora, Heft 2. Jena 1913 — Ders., Zygnemales. PASCHERs Süßwasserflora. Heft 9. Jena 1913. - Ders., Volvocales PASCHERs Süßwasserflora Heft 4 Jena 1927. — Ders.,

Heterokonten. RABENHORSTs Kryptogamenflora **11**, Leipzig 1937. —, H. PRINTZ, Chlorophyceae. ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Bd. 3, Leipzig 1927. — A. SEYBOLD, Zur Physiologie des Chlorophylls. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissenschaften. Math.-nat. Klasse, Jahrg. 1940, 8. Abhandl. — A. SEYBOLD und K. EGLE, Lichtfeld und Blattfarbstoffe I. und II. Planta **26** und **28**, 1937, 1938. — Dies., Quantitative Untersuchungen über Chlorophyll und Carotinoide der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. **6** (1938 a) 49. — A. SEYBOLD, K. EGLE und W. HÜLSBRUCH, Chlorophyll- und Carotinoidbestimmungen von Süßwasseralgen. Botan. Arch. **42**, 1941. — H. C. SORBY, On comparative vegetable chromatology. Proc. roy. soc. London **21** (1873) 442. — A. STOLL, Chlorophyll. Forschr. d. Chemie org. Naturstoffe **1** (Wien 1938) 159. — J. SCHILLER, Dinoflagellatae. RABENHORSTs Kryptogamenflora **10**, 3 Abt., Leipzig 1931. — A. J. SCHILLING, Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **9** (1891) 199. — Ders., Dinoflagellatae (Peridineae). PASCHERs Sußwasserflora. Heft 3. Jena 1913 — A F. W. SCHIMPER, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Botan. Zeitg. **43** (1885) 735. — F. SCHÜTT, Die Peridineen der Planktonexpedition. 1. Teil. Kiel und Leipzig 1895. — L. H TIFFANY, A physiological study of growth and reproduction among certain green algae Papers from the Department of Botany. The Ohio State University. Nr 143, 1923. — H. WALTER, Die Hydratur der Pflanze Jena 1931 (S. 49) — F. WEBER, Notiz zur Kohlensaureassimilation von Neottia Ber. d deutsch. Bot Ges. **38** (1920) 233. — R WILLSTATTER und A. STOLL, Untersuchungen uber Chlorophyll Berlin 1913 — Dies., Untersuchungen uber die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918. — H WINKLER, Untersuchungen über die Starkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren Jahrb. f wiss. Bot **32** (1898) 525. — M. WORONIN, Chromophyton Rosanoffii. Botan. Zeitg **38** (1880) 625

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle/Saale)

Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung

Von THEO ECKARDT

Mit 16 Textabbildungen und 10 Tafeln

Inhaltsübersicht

Einleitung

Wo es bei den Monokotylen zur Bildung stark verdickter Achsen oder baumförmiger Stämme kommt, verdanken diese ihre Entstehung meist einem p r i m ä r e n Dickenwachstum, das auch als Erstar-

kungswachstum bezeichnet wird[1]). Dies gilt z. B. von den mächtigen Säulenstämmen vieler Palmen sowie von den Schraubenbäumen (Gattung *Pandanus*, s. Schoute, 1907), während bei gewissen Palmen freilich eine nicht unbeträchtliche nachträgliche Erstarkung und Verdickung stattfindet durch ein „diffuses, sekundäres Dickenwachstum", wie es Schoute (1912, S. 203 f.) treffend einem kambialen, sekundären Dickenwachstum gegenüberstellt. Im Gegensatz zu diesem primären Dickenwachstum hat man die Fälle echten sekundären Dickenwachstums bei den Monokotylen, das hier bekanntlich anderer Art ist als bei den Dikotylen, als Ausnahmen angesehen. Nach der zusammenfassenden Darstellung aller derartigen Vorkommnisse durch Pfeiffer (1926) zeichnen sich allerdings eine stattliche Anzahl von Vertretern aus den Familien der *Liliaceae, Amaryllidaceae, Dioscoreaceae, Taccaceae, Iridaceae, Scitamineae, Bromeliaceae* u. a. durch sekundäres Dickenwachstum mittels eines „Verdickungsringes" aus, von denen die baumförmigen *Liliiflorae* wie *Aloe, Yucca, Dracaena, Cordyline* und *Amaryllidaceae* wie *Agave* und *Fourcroya* die größten Ausmaße erreichen, während bei den anderen der sekundäre Zuwachs meist zeitlich und räumlich begrenzt ist. Aber auch bei diesen Gewächsen allen geht zweifellos dem sekundären Dickenwachstum ein nicht zu unterschätzendes primäres voraus.

Verläuft das primäre Dickenwachstum bei den Monokotylen nun überall grundsätzlich in der gleichen Weise? Die folgende Untersuchung soll im wesentlichen ein Beitrag zur Lösung dieser Frage sein.

Auf Anregung Trolls widmete Helm (1936) den Vorgängen des Erstarkungswachstums bei einigen Monokotylen eine Studie, in der zum erstenmal speziell die Zellteilungsvorgänge bei der primären Achsenverstärkung vergleichend und im Zusammenhang erforscht wurden. Wie Helm einleitend bemerkt, war aus den Beiträgen der älteren Literatur und aus gelegentlichen zerstreuten Angaben keine Klarheit über das Wesen des primären Dickenwachstums bei den Monokotylen zu gewinnen. Wir nehmen daher die Helmsche Arbeit zum Ausgangspunkt unserer Untersuchungen, müssen aber hin und wieder auch weiter zurückgreifen. Helm machte es sich zur Aufgabe, das auffallende Erstarkungswachstum der Palmen, dessen Kenntnis seit Strasburger und Schoute in

[1]) Über eine präzisere begriffliche Abgrenzung dieser Ausdrücke vgl. die Erörtungen von Helm (1936, S. 320 ff.).

histogenetischer Hinsicht offenbar nicht bereichert worden war, erneut zu prüfen und durch einen Vergleich mit den Erstarkungsvorgängen bei Zwiebel- und Rhizompflanzen (*Musa* oder *Iris*) verständlich zu machen. Dabei kam Helm besonders hinsichtlich der Palmen, letztlich aber in der ganzen Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen (1936, S. 359 ff.) zu Ergebnissen, die bereits von Bachmann (1937) in einer Besprechung zurückhaltend beurteilt, in neueren Arbeiten von Rüdiger (1939, S. 421 f.) und v. Schalscha-Ehrenfeld (1941, S. 473 u. 476) jedoch direkt angezweifelt wurden.

Bei Gelegenheit von Blattstellungsstudien fand ich in den Winterknospen und Rosettenachsen der Wasseraloe (*Stratiotes aloides*) einen besonders aufschlußreichen Fall primären Dickenwachstums, der einen Vergleich mit den Verhältnissen bei den Palmen herausforderte und den Helmschen Ansichten von den Erstarkungsvorgängen zuwider lief[1]). Um eine Vergleichsgrundlage zu schaffen, untersuchte ich eine Reihe weiterer Monokotylen, darunter auch Palmen, wobei ich überall eine einheitlich ablaufende Stammesbildungsweise feststellen konnte. Im folgenden wird bei der Schilderung der Untersuchungspflanzen die Anschauung Helms zu kritisieren sein, während ein Ausblick dem ähnlichen primären Dickenwachstum anderer Pflanzengruppen und den Beziehungen zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum bei den Monokotylen gilt.

Untersuchungspflanzen

1. *Stratiotes aloides* L.

a) Bau der Pflanze im allgemeinen. Die Wasseraloe, auch Krebsschere oder Sichelkohl geheißen, ist eine Wasserpflanze aus der Familie der *Hydrocharitaceae*, deren Tracht in ihren verschiedenen Namen sehr treffend zum Ausdruck gebracht ist. Ihre mit harten Randzähnen bewehrten, aloeartigen Blätter (daher „der Krieger“ genannt) sind „an der dicken Achse zu einer dichten, trichterförmigen Rosette vereinigt“ (Hegi, 1935, S. 231). Neben der bei uns seltenen Vermehrung durch Samen verbreitet sich die Pflanze in ausgedehntem Maße vegetativ durch zahlreich angelegte Winterknospen oder Turionen, die sich als Endknospen an einem verlängerten Internodium ausläuferartig von der Mutterrosette entfernen, an einer vorgebildeten Trennungsschicht ablösen und im nächsten Jahre selbst zu Rosetten auswachsen. An diesen End-

[1]) Darüber habe ich bereits im März 1940 auf der Frühjahrstagung der Botan. Vereinig. Mitteldeutschlands unter Vorführung der Schnitte berichtet.

knospen schwillt die Achse über der Trennungsschicht verkehrt kegelförmig an, wobei der eigentliche Vegetationspunkt in eine kraterförmige Scheitelgrube gerät (Taf. I 1 u. 2). Wenn die Winterknospe dann zu einer neuen Rosette heranwächst, nimmt die Achse noch beträchtlich an Dicke und Länge zu, wie der Ausschnitt aus einem Längsschnitt durch eine im späten Herbst gesammelte Rosette bei derselben Vergrößerung lehrt (Taf. II 1); auch hier liegt der VP.[1]), wie besonders am rechten Rande der Figur ersichtlich, in einer flachen Einsenkung. Man wird hier unmittelbar an die ähnlich gestalteten, freilich umfangreicheren Scheitelgruben der Palmen erinnert. Die Rosettenachsen verdanken ihr Anschwellen einem primären Dickenwachstum, dessen Ablauf in ausgezeichneter Klarheit an der Zellanordnung abgelesen und durch die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte bestätigt werden kann. Was hier im kleinen und an rasch vergänglichen Gebilden wie den kurzlebigen Rosetten von *Stratiotes* verwirklicht ist, genau dieselben Erstarkungsvorgänge führen zur Bildung der mächtigen Palmenstämme. Dies sei im folgenden dargelegt an einer Folge von Schnitten durch winterreife und ziemlich junge Turionen sowie an einer am Ende der Entwicklung stehenden Rosettenachse.

b) Literatur-Überblick Zuvor sei aber noch ein Blick auf die Literatur über *Stratiotes* gestattet, der merkwürdigerweise das primäre Dickenwachstum entgangen zu sein scheint Bei NOLTE (1825) sind auf seiner Tafel I Fig. 2 u 3 senkrechte Längsschnitte durch Rosetten recht gut abgebildet; es ist hierbei die Rede von einem „fleischigen Mutterkörper am Ende des Stammes, aus dem die ganze Pflanze entsteht“. Auf Seite 3 ist von der Rosettenachse zu lesen „dieser Körper ist kuchenförmig (placentiformis), dick und fleischig, auf der oberen Seite etwas eingedrückt“, die Scheitelgrube ist ja auch auf den Figuren sehr gut zu erkennen. Über *Stratiotes aloides* gibt es neben einer ganz alten Dissertation von BERGEN aus dem Jahre 1753 noch eine zweite neueren Datums von SCHENCKE (1893). Darin wird aber die Stammanatomie S. 11 f. ziemlich dürftig dargestellt· „die Spitze des Stammes, die flach gewölbt ist, besteht aus Dermatogen, Periblem und Plerom Die jungen Blätter werden im Periblem durch tangentiale Teilungen angelegt.“ Falschlicherweise wird die Divergenz der Blätter zu ⅓ angegeben Von primärem Dickenwachstum ist überhaupt nicht die Rede, auch fehlt die wichtige Längsschnittansicht von dem VK. in dieser Spezialarbeit. GLÜCK (1906) machte u. a S 92 eine Bemerkung über das Trennungsgewebe am Grunde der Turionen, ihre Achsenverdickung kommt jedoch nicht zur Sprache Auch in der „Lebensgeschichte“ unserer Pflanze, wo sich zwar in Fig 415 Bild 2 und 3 Halbierungsschnitte durch Rosetten, ähnlich denen NOLTEs, mit Einblick in die Scheitelgrube finden, wird von GRAEBNER (1903,

[1]) Im folgenden wird zwischen Vegetationspunkt (als VP. abgekürzt) und Vegetationskegel (als VK. abgekürzt) unterschieden. Vgl. dazu die Definitionen bei HELM (1936, S 322) oder TROLL (1937a, S. 182, Anm. 1).

S. 702 f.) die Stammstruktur im Anschluß an Untersuchungen von CHATIN (1862, S. 12 f.) zwar dem Querschnitt nach und im fertigen Zustand analysiert, aber das Wirken eines primären Dickenwachstums und seine Genese nicht erkannt. Bei ARBER (1914), die sich mit der Entstehung der Wurzeln aus dem Achsenkörper befaßt, ist lediglich eine kleine halbschematische Skizze von einem Rosettenlängsschnitt mit Eintragung des Bündelverlaufes zu finden, im übrigen aber wird das Sproßwachstum nicht gewürdigt.

c) Winterreife Turionen. Die Winterknospen von *Stratiotes* sind, auch im Zusammenhang mit der Anlegung innerhalb des dichten Rosettenverbandes, in der Transversalebene abgeplattet und daher auf dem Querschnitt von elliptischem Umriß, was sich bis in den Abschnitt des VK., ja bis in die untere Partie des VP. hinein bemerkbar macht. Erst später beim Auswachsen wird aus der bilateralen eine radiäre Struktur erreicht, die vorher nur die oberste Kuppe des VP. aufwies. Man kann also Längsschnitte in der Transversalen und in der Mediane ausführen, die verschiedene Ansichten gewähren (vgl. Taf. I 1 mit 2).

Auf Taf. I 1 sieht man einen transversalen Längsschnitt durch eine Winterknospe, deren Ausmaße an der breitesten Stelle (im Bilde nicht mehr ganz zu sehen) 4 mm betragen, während die Höhe von der Trennungsschicht (*T*) bis zum VP. 3 mm mißt. Aus der Einsenkung der verbreiterten Achse erhebt sich ein gedrungener VK., der zu einem gleichmäßig gewölbtem VP. aufragt. Im Inneren der Achse verläuft ein zentraler Leitstrang, der mit der Achsenverdickung ebenfalls anwächst und in das seitliche Rindengewebe die Stränge nach den Blättern hin entsendet[1]). Die Rinde ist von zahlreichen Luftgängen und Interzellularräumen durchsetzt, deren bogenförmig nach außen und oben gerichteter Verlauf schon sehr schön die Wachstumsrichtung bei der Erstarkung verrät. Das gleiche gilt auch von dem Verlauf der zu den Blättern ziehenden Leitbündel bzw. von den durch dunklere Färbung hervortretenden Anlagen dieser Stränge, den prokambialen Bündeln, soweit sie in die Ebene der Schnittrichtung fallen. Noch deutlicher offenbart sich uns die Erstarkung in der Zellenanordnung unterhalb des VP. (Fig. 1 u. Taf. II 2). Soweit ich an meinen Schnitten feststellen konnte, wird das Korpus des VP. von einer zweischichtigen Tunika überwölbt. Die obersten Zellen der zweiten Tunikaschicht und ihre Kerne sind auffallend groß. Im Innern des Korpus treten eine Strecke weit deutliche periklinale Längsreihen von Zellen hervor.

[1]) Eine Reihe von Erscheinungen an dieser Pflanze wie z. B. die Entwicklung der Blätter und der Intravaginalschuppen, der Bündelverlauf in der Achse und die Schichtung des VP. kann hier nicht zur Sprache kommen.

Weiter unten jedoch, in dem Bereich der mehr oder weniger weit entwickelten Blattprimordien, gewahrt man leicht bogig nach außen zu den Blattbasen hin verlaufende antiklinale Zellzüge, deren erste Anlagen am Grunde des eigentlichen VP. im Übergangsbereich zwischen Urmeristem und Halbmeristem in Fig. 1 mit × markiert sind. Sie kommen eindeutig dadurch zustande, daß in den längs verlaufenden (periklinalen) Zellreihen eine nach unten zu gestei-

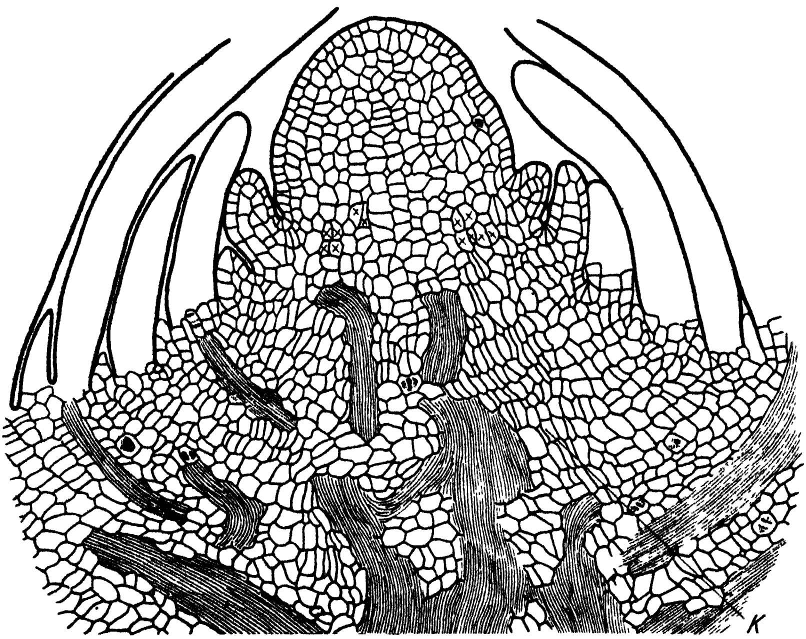


Fig. 1 Transversaler Längsschnitt durch den VK. einer ausgewachsenen Winterknospe von *Stratiotes aloides*. *K* Kambiumzone des primären Meristemmantels, der in den mit × bezeichneten Zellen am Grunde des eigentlichen VP durch Bildung periklinaler Wände angelegt wird. Mit Schraffur sind prokambiale und ausdifferenzierte Leitbündel gekennzeichnet, vereinzelt Zellteilungsfiguren

gerte periklinale Wandbildung einsetzt. Durch diese Gewebeneubildung nimmt die Achse noch im Bereich des meristematischen VK. bedeutend an Dicke zu und drängt die Blattanlagen nach auswärts. Wie der Unterschied in der Färbung und Beschaffenheit der Zellen zeigt, (Taf. I, II u. III 1) ist nur der obersten Kuppe des VP. ein Urmeristem zuzuschreiben, während der sich rasch verdickende VK. aus „primärem Meristem oder Halbmeristem“ (Schüepp, 1926, S. 2) besteht, dessen Zellen sich bereits erheblich gestreckt und Vakuolen gebildet haben. Es finden aber auch hier noch Teilungen

statt, wie die Spindelfiguren der Fig. 1 beweisen, die sich alle dem antiklinal arbeitenden „Rippenmeristem“ (SCHÜEPP, 1926, S. 16) einordnen, bis auf eine in der Figur links gelegene. Diese senkrecht zu den übrigen gestellte Teilungsfigur steht unter dem Einfluß des unmittelbar daneben vorbeiziehenden prokambialen Bündels und richtet sich danach aus. Nicht weit von dem Halbmeristem des VK. entfernt dehnen sich die Zellen ganz bedeutend und tragen dadurch die Blattansätze über das Niveau des Scheitels des VP. empor, so daß dieser in eine Grube gerät (s. Taf. I 1 u. 2). Dies wird besonders dadurch ermöglicht, daß sich die Zellen gerade in der antiklinalen Richtung in die Länge strecken, wobei die nach außen-unten gelegenen Zellwände sich offenbar etwas stärker strecken als die oberen und die Zellzüge dadurch in aufgerichteten Bogen verlaufen. Die hierbei auftretenden Interzellularräume bzw. Lakunen unterstreichen diese Histogenese nur.

Um es kurz zusammenzufassen, kommt die Achsenverdickung bei *Stratiotes* zustande durch ein primäres Dickenwachstum mit Hilfe eines zwischen den Blattansätzen und dem Zentralzylinder gelegenen primären Meristemmantels. Dieser geht aus den längs verlaufenden äußeren Periklinalreihen des Korpus durch fortgesetzte periklinale Wandbildungen hervor. Die zentralen Reihen des Korpus im VP. sind nur einer geringfügigen Erstarkung fähig, indem ihre Zahl vermehrt wird durch Einziehung periklinaler Wände und ihre Zellen sich nach unten hin verbreitern. Der daraus hervorgehende Zentralzylinder bleibt aber hinter der Gesamterstarkung beträchtlich an Umfang zurück und erhält eine zusätzliche Auflagerung vom primären Meristemmantel her.

Ganz dieselben Erstarkungsvorgänge verraten die Abbildungen HELMS von Zwiebelpflanzen; besonders *Crinum Moorei* (S. 324 ff.) und *Galanthus nivalis* (S. 328 ff.) lassen sich mit den Verhältnissen bei *Stratiotes* vergleichen. Bei *Crinum* beschreibt HELM auch die Anlegung des primären Meristemmantels in durchaus übereinstimmender Weise (S. 326): „In diesen (Zeichnungen) fallen besonders einige reihenartig angeordnete, p e r i k l i n a l (gesperrt von mir) bezüglich des Vegetationskegels orientierte Zellwände auf, die erstmalig unmittelbar unterhalb der jüngsten Blattanlage in den etwas herangewachsenen Zellen der peripheren meristematischen Lagen des Vegetationskegels auftreten“. Vielleicht ließe sich auch hier der Beginn periklinaler Wandbildung bis in den Grund des VP. hinein verfolgen wie bei *Stratiotes:* jedenfalls steht fest, daß es sich um eine von Anfang an p e r i k l i n a l e

Wandbildung handelt, die im weiteren Verfolg antiklinale Zellreihen hervorbringt. Dies wird auch von *Galanthus* erwiesen (S. 329): „Dieser Meristemmantel besteht aus antiklinal zu den Blattanlagen hin verlaufenden Zellreihen, die durch wiederholte p e r i k l i n a l e (gesperrt von mir) Wandbildung entstanden sind". Nicht anders

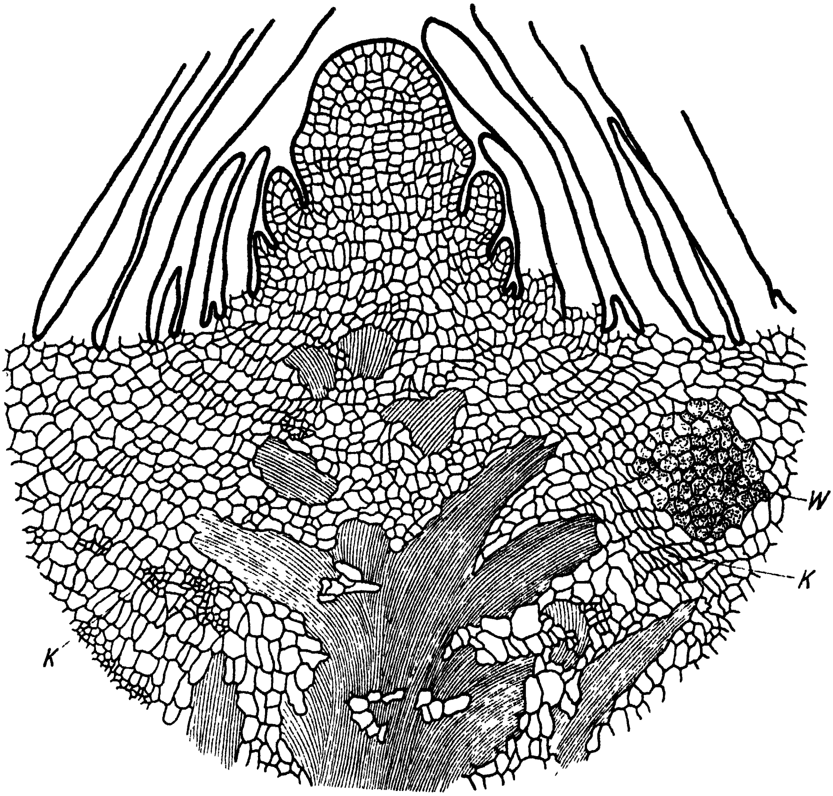


Fig. 2. *Stratiotes aloides*. Medianer Längsschnitt durch einen VK einer ausgewachsenen Winterknospe. *W* Partie einer seitlich getroffenen Wurzelanlage, sonst bez. wie Fig. 1

verhalten sich nach Helms Abbildungen (S. 334) zu schließen auch die dicken Achsen der Banane, ***Musa chinensis***.

Ein medianer Längsschnitt durch eine Winterknospe von *Stratiotes* gewährt ein grundsätzlich gleiches, nur quantitativ verschiedenes Aussehen gegenüber dem Transversalschnitt. Die Achsenverdickung erscheint geringer, der zentrale Leitstrang weniger mächtig und auch der eigentliche VP. sieht schlanker und steiler aufgerichtet aus (Taf. I 2 u. Fig. 2). Wenn man also die Schnitt-

richtung nicht beachtet, kann man bezüglich der Erstarkung des VP. getäuscht werden; denn in Fig. 1 weist dieser über der jüngsten Blattanlage in der Quererstreckung etwa 16 Zellreihen, der der Fig. 2 dagegen nur deren 13 auf. Der obere Abschnitt des VK. aus Taf. I 2 ist stärker vergrößert in Fig. 3 wiedergegeben. Hieran ist wiederum sehr klar die Anlegung des primären Meristemmantels über den jüngsten Blattprimordien an der Bildung periklinaler Wände zu beobachten; auch Zellteilungsfiguren beweisen die Histogenese und lassen (auf der rechten Seite) den Einfluß der Bündelanlegung auf die Zellteilungsrichtung erkennen.

d) Junge Winterknospen. Daß im Verlauf der Entwicklung der Winterknospen aber auch der VP. selbst erstarkt (ein Vorgang, den Helm S. 322 das „Erstarkungswachstum im engeren Sinne“ nennt), beweisen die transversalen Längsschnitte durch junge Ausläuferendknospen, die etwa folgende Ausmaße besitzen: breitester Achsendurchmesser = 1,5 mm, Höhe von der Trennungsschicht bis zum Scheitel des VP. = 2 mm. Die Zahl der Längsreihen des VP. beläuft sich unmittelbar über dem jüngsten Blattprimordium auf 13—14, im Gegensatz zu den erstarkten Vegetationspunkten der Taf. I 1 und II 2, wo man 17 bzw. 16 Reihen zählen kann und dem VP. der Fig. 1, wo sich deren 16 finden. Ein medianer Längsschnitt durch den VP. einer erwachsenen Winterknospe, wie z. B. derjenige der Fig. 3 = Taf I 2, weist im Durchmesser über der jüngsten Blattanlage dagegen nur 12 Zellreihen auf. Man darf also nur in gleicher Richtung geführte Längsschnitte miteinander vergleichen, wozu hier die transversalen ausgewählt wurden. Auch

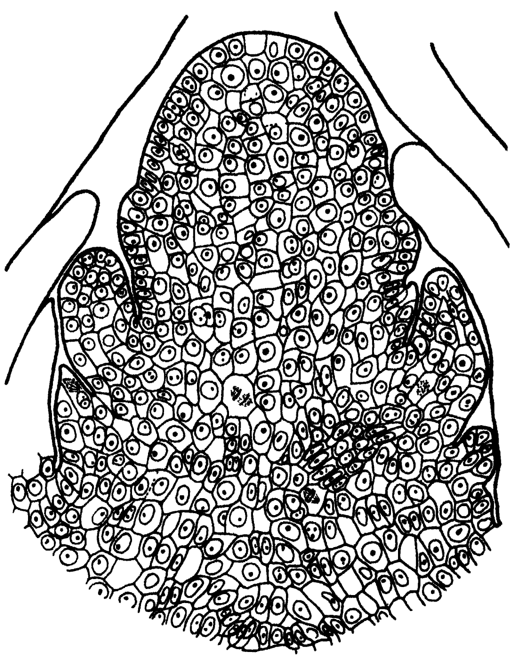


Fig. 3. Vergrößerte Wiedergabe des VK. aus Taf. I 2, einen medianen Längsschnitt durch eine ausgewachsene Winterknospe von *Stratiotes aloides* darstellend.

an den jungen, noch kleinen Winterknospen hat bereits ein primäres Dickenwachstum stattgefunden und der Meristemmantel tritt (Taf. III 1) durch die dichte Aufeinanderfolge seiner reihenförmig und antiklinal verlaufenden Abkömmlinge markant in Erscheinung und läßt sich bis in die Basis des eigentlichen VP. hinauf verfolgen. Diese junge Endknospe mißt in Wirklichkeit an der breitesten Stelle nur 1 mm. Zum Unterschied von den älteren Knospen ist hier aber der primäre Zuwachs noch gering, so daß zwar die Achse nach rückwärts breit kegelförmig anschwillt, aber noch keine Scheitelgrube über dem VP. bildet.

e) Die Rosettenachse. Die Erstarkung der Achse erreicht ihren Höhepunkt in der voll ausgewachsenen Rosette. Ein Ausschnitt durch den inneren Teil einer solchen ist in Taf. II 1 abgebildet. Die Tätigkeit des primären Meristemmantels kann trotz der reichlichen Bündelversorgung und sekundärer Ausdifferenzierung der Gewebe an dem schräg aufwärts gerichteten Verlauf des Parenchyms und zahlreicher Bündel noch am fertigen Zustand ermittelt werden.

f) Die „Kambiumzone" des primären Meristemmantels. An Hand aller vorgeführten Abbildungen soll nun noch näher die Frage nach der Lokalisation der eigentlichen Teilungszone, des „Kambiums"[1]), innerhalb des primären Meristemmantels untersucht werden. Ist eine solche überhaupt vorhanden oder erfolgen die Teilungen innerhalb der entstehenden Antiklinalreihen mehr oder weniger überall gleichmäßig? Aus dem Längsschnitt durch die alte Rosettenachse (Taf. II 1) kann man besonders in der rechten Hälfte ersehen, daß die Zellen unmittelbar unter den Blattansätzen sich bald ausdifferenzieren, stark strecken und Lufträume zwischen sich bilden, während weiter innen noch eine Zone schmaler teilungstätiger Zellen verbleibt, die vom VP. herab etwa in Richtung auf die rechts gelegene Anlage einer sproßbürtigen Wurzel (*W*) verläuft und hier ausklingt. Die linke Seite verhält sich entsprechend. Innerhalb dieses nach unten geöffneten Kegelmantels noch halbmeristematischer Zellen liegt der Zentralzylinder, dem durch die Tätigkeit der Kambiumzone reihenartig verlaufendes und in den fertigen Zustand übergegangenes Zellenmaterial auf-

---

[1]) Unter Kambium sei hier allgemein ein Teilungsgewebe verstanden mit typisch reihenartiger Anordnung der Zellen, siehe dieselbe Verwendung des Wortes bei Helm (S. 323). Nachträglich finde ich in einer bedeutenden Schrift Schoutes (1902) eine ähnliche, rein morphologische Fassung des Begriffes Kambium, die zugleich den üblichen scharfen Trennungsstrich zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum aufhebt

gelagert wurde, während sein innerster Bereich direkt aus dem zentralen Korpusgewebe hervorgegangen ist. Nach rückwärts reicht dieser Kambiummantel nicht weit, wie man deutlich aus den Übersichten der Taf. I 1 u. 2 ersehen kann. Bei stärkerer Vergrößerung tritt er (*K*) auf Taf. II 2 gut hervor, wo er ebenfalls, vom VP. her immer deutlicher werdend, bis zu einer links unten gelegenen Wurzelanlage (*W*) hinzieht. Damit ist zugleich die Zone gefunden, aus der die sproßbürtigen Wurzeln entspringen und verständlich. daß sie so weit oben am VK. angelegt werden, da die Tätigkeit des Meristemmantels nach rückwärts frühzeitig erlischt. Auch die Fig. 1 und 2, besonders die rechte Hälfte der Fig. 2, wo wiederum eine Wurzelanlage (*W*) angeschnitten ist, lassen den primären Kambiummantel innerhalb der Gesamtheit der antiklinalen Zellzüge durch die gehäuften Teilungen und die schmale Zellenform besonders da hervortreten, wo die zahlreich den VK. durchkreuzenden Leitbündel das Bild nicht stören. Den besten Einblick in den Verlauf der Kambiumzone des primären Zuwachses gestattet indes der Schnitt der Taf. III 1, auf dem sich der Zentralzylinder durch sein Bündelgewirr und die dunkle Färbung abhebt von dem ihn umhüllenden Mantel kambialer Zellen, deren Abkömmlinge nach innen und besonders nach außen durch Streckung und Vakuolisierung ein anderes Aussehen angenommen haben. Zu beiden Seiten des Zentralzylinders setzen an diesen Kambiummantel Wurzelanlagen an (*W*), in denen er zugleich endet. Den Beweis für das Vorhandensein einer solchen Kambiumzone erbringt auch der Querschnitt durch eine Winterknospe, der etwas unterhalb der tiefsten Einsenkung der Scheitelgrube geführt wurde (Taf. III 2). Besonders durch die Färbung, aber auch die Reihenanordnung der Zellen tritt eine ringförmige Zone zwischen dem Zentralzylinder (*Z*) und dem umgebenden Rindengewebe (*R*) hervor, die man, wie es Helm (1931) für die Dikotylen vorgeschlagen hat, auch hier dem Querschnittsbild nach einen „primären Meristemring" (*M*) nennen könnte. Freilich ist dieser Meristemring nach Monokotylen-Art tätig, wie deren sekundärer Verdickungsring (s. S. 313) und stellt nicht weit vom VK. entfernt seine Tätigkeit ein. Wir werden aber zum Schlusse erweisen, wie daraus bei fortgesetzter kambialer Tätigkeit der das sekundäre Dickenwachstum bei Monokotylen ermöglichende Verdickungsring hervorgeht (s. S. 314 ff.). Daß die Wurzelanlagen (*W*) aus der Kambiumzone entspringen, illustriert auch der Querschnitt. Den raschen Übergang der nach außen abgegebenen Zellen in den Dauerzustand zeigt der Querschnitt (Taf. III 2) fast noch

besser als die Längsschnitte; denn unmittelbar neben dem primären Meristemring beginnt bereits reichliche Interzellularenbildung und die Dehnung der Zellen in radialer und tangentialer Richtung.

Die Frage nach einer hauptsächlichen Teilungszone im primären Meristemmantel wird von HELM nicht erwogen, gewisse Bemerkungen in seiner Arbeit lassen aber Schlüsse darüber zu. Bei *Crinum Moorei* heißt es von dem ersten Auftreten der Antiklinalreihen (S. 326): „Da sich in den so entstandenen Tochterzellen sowie in deren Abkömmlingen die gleichen, gerichteten Teilungsvorgänge alsbald wiederholen, nimmt deren Zahl nach rückwärts immer mehr zu." Danach würde man eine etwa gleichmäßige Teilungstätigkeit des primären Meristemmantels erwarten, es scheint aber auch hier, wie besonders aus HELMs Abb. 2 IV ersichtlich, eine mittlere eigentliche kambiale Schicht vorzuliegen. Bei *Galanthus nivalis* lautet die hierhergehörige Stelle (S. 329): „Die diesem ursprünglichen zentralen Achsenkorper anliegenden, durch die Tätigkeit des Meristemmantels gebildeten Zellen, gehen alsbald peripherwärts fortschreitend, unter Wachstumsvorgangen in den Zustand von Parenchymzellen über, indes die Neubildung von Zellen n a h e d e r P e r i p h e r i e (gesperrt von mir) noch weiter andauert" In seiner Abb. 3 II gibt HELM einen Ausschnitt aus der Zwiebel von *Galanthus*, und zwar aus dem äußeren Bereich des Meristemmantels, in dem eine kambiumartige Schicht an starker differenzierte Zellen angrenzt' Möglicherweise handelt es sich hier um ein Stück unserer Kambiumzone. Bei *Tulipa sp.* und *Allium Cepa* ist nur die Rede von der Tatigkeit des „unmittelbar unter den Blattanlagen hinziehenden primaren Meristemmantels" (S. 331) Nach diesen Äußerungen muß man den Eindruck gewinnen, es liege der Ursprungsherd für die Geweheauflagerung ganz außen unter den Blattanlagen Wir werden auf diese Frage weiter unten bei Besprechung von *Allium Cepa* zuruckkommen (s. S. 310 f.). An der Zwiebel von *Galanthus* wird festgestellt (S. 330), „daß die Meristemzone zugleich auch die Bildungsstatte fur die ... homorhizen Wurzeln abgibt, womit deren „Rindenbürtigkeit" ihre histogenetische Erklärung findet". Der Abb. 3 I nach zu schließen (S 330), ist es indessen der innere Bereich des primären Meristemmantels, offenbar also die Kambiumzone, aus der die hier allerdings schon ziemlich herangewachsene Wurzel hervorkommt.

2. *Typha latifolia* L.

Die verwandte Art *Typha angustifolia* wurde erst in jüngster Zeit von MARIA V. SCHALSCHA-EHRENFELD (1941) auf den Bau des VP. und die Blattentwicklung hin studiert. Unsere Untersuchung an *Typha latifolia* mußte sich auf die Vorgänge des primären Dickenwachstums des Rhizoms beschränken, auf die frühere Autoren wie FALKENBERG (1876, S. 89 ff.) und F. J. MEYER (1933) ohnehin nicht eingegangen sind. Das Erstarkungswachstum stimmt hier mit dem von *Typha angustifolia* überein und führt wie dort zur Bildung ziemlich dicker Achsen. Ein medianer Längsschnitt[1])

[1]) Die Figg. der Taf IV und V müßten entsprechend der Orientierung der Objekte im Boden um 90° gedreht werden, wovon aus Raumgründen abgesehen wurde

durch die Endknospe eines Rhizoms (Taf. V 1) zeigt den Haupt-VP. in einer ganz leichten Einsenkung des auf gleicher Höhe bereits stark verdickten Sprosses. Wie aus dem Verlauf der umfänglichen Blattspurbündel zu ersehen, ist der auf eine Erstarkung der inneren Korpusgewebe des VP. zurückgehende, zentrale Achsenkörper nicht bedeutend. Der starke Zuwachs, der die Blattansätze und Achselknospen auf die Höhe des Haupt-VP. emporträgt, ist vielmehr das Ergebnis der Tätigkeit eines primären Meristemmantels, dessen kambiale Zone ziemlich nahe an der Peripherie unter den Blattanlagen und den Achselknospen entlangzieht (s. a. Taf. IV 2, *m*). Auch auf ihn trifft zu, was v. SCHALSCHA-EHRENFELD für den Meristemmantel von ***Typha angustifolia*** festgestellt hat (S. 472): „Es lassen sich aber auch Zellreihen feststellen, die in annähernd antikliner Richtung zu den Blattbasen hin verlaufen. Da sie fast ausschließlich p e r i k l i n e (gesperrt von mir) Wände einziehen, entsteht unter den Blättern eine Meristemzone, die im Aussehen an ein Kambium erinnert ... Die Meristemzone nimmt ihren Ursprung unmittelbar unter den jüngsten Blattanlagen. Ihre ersten Anfänge sind in Abb. 24 rechts schön zu sehen." In dieser Abbildung hat die Verfasserin einen leider nur kleinen Ausschnitt aus dem Bildungsbereich des Meristemmantels wiedergegeben, der das unmittelbare Anstoßen antiklinal nach außen streichender Zellenzüge an die Periklinalreihen des Korpus veranschaulicht. Wir wollen hier bei ***Typha latifolia*** einen etwas größeren Ausschnitt aus der fraglichen Zone des Haupt-VP. betrachten und das Erstarkungswachstum der Achselknospen samt ihrer Einfügung am Hauptsproß in einem Fall kennen lernen.

Der primäre VP. eines Rhizoms erweist sich auf einem medianen Längsschnitt als flach gewölbt (Taf. IV 1[1]). Das jüngste Blatt entspringt an seiner rechten Flanke, während ihm gegenüber das nächste in Bildung begriffen ist, was eine geringe Vorwölbung, besonders aber das schon weit entwickelte prokambiale Medianbündel verrät. In der Achsel eines jeden Blattes beginnt sehr frühzeitig, noch am Grunde des VP., die Anlegung von Achselknospen (A_1—A_4, vgl. auch Taf. V 1). Deren Bildungsort weist eine charakteristische Zellanordnung mit zentralen, divergierenden Längsreihen und sie bogenförmig durchsetzenden, schalenartigen Zellschichten auf. Entsprechende Schnittbilder hat SCHMIDT (1924,

[1]) Endknospen, die sich zur Infloreszenzbildung anschicken, zeigen sehr interessante Abwandlungen, deren Behandlung hier zu weit führen würde.

bes. S. 385 ff.) in den Achselknospen von *Syringa vulgaris* oder *Scrophularia nodosa* gefunden und abgebildet, desgleichen hat Zimmermann (1928, S. 331 ff.) bei Besprechung der Histogenese der Achselknospen von *Hypericum uralum* diese „schalenförmige Zone" beschrieben. Die Zellen des VP. sind ziemlich klein. Über seinen Scheitel wölben sich mehrere (3—4) Zell-Lagen; für eine einwandfreie Bestimmung des Anteils von Tunika und Korpus am Aufbau des VP. reichte jedoch mein Material nicht aus. v. Schalscha-Ehrenfeld fand bei *Typha angustifolia* nur eine Tunikaschicht, aber unter dieser oft 2—3 vom Korpus gebildete geschlossene Zellenlagen, die nur hin und wieder periklin aufgespalten werden und daher eine mehrschichtige Tunika vortäuschen könnten. Gegenüber *Typha angustifolia* mit ihrem viel flacher gewölbten VP. besitzt derjenige von *Typha latifolia* keinen so ausgesprochenen Plastochron-Formwechsel, er tritt den Blattprimordien gegenüber beherrschend in Erscheinung.

Die Bildung des primären Meristemmantels kann aus der linken Hälfte des Vegetationskegels der Taf. IV 1 entnommen werden. Der zu dem allerjüngsten, vor Blatt 2 sich aufwölbenden Blattprimordium verlaufende Prokambium-Strang stört zwar etwas den Einblick, läßt aber gerade in seinem unteren Abschnitt deutlich durch mehrfache Periklinalwandbildung entstandene Zellreihen erkennen (*m*), die Anfangsstadien des primären Meristemmantels. Auch Zellteilungsfiguren wurden gefunden, die die periklinale Wandbildung aufs beste dartun. Weiter nach links wird der Meristemmantel (*m*) breiter und findet Anschluß an die innersten Korpusreihen der Achselsprosse. Die inneren Korpuszellen des Haupt-VP. sind vorübergehend zu Längsreihen gruppiert und dehnen sich nach rückwärts erheblich in die Breite.

Die in der Achsel des, vom VP. aus gerechnet, zehnten Blattes gelegene Seitenknospe ist vergrößert in Taf. IV 2 zu sehen. Sie ist schon so weit erstarkt, daß sie 5 Blätter hervorgebracht hat; freilich erreicht ihr VP. die Ausmaße des Haupt-VP. noch nicht. Die ganz jungen Achselsprosse liegen noch so in dem Winkel zwischen den Blättern verborgen, daß sie kaum einen Platz beanspruchen. Anders die älteren Knospen, die bei völliger Internodienstauchung so sehr an Dicke zugenommen haben, daß ein kleiner Hohlraum am Grunde zwischen den Blättern entstanden ist, z. B. zwischen Blatt *10* u. *8*. Die Vorgänge des primären Dickenwachstums kraft eines Meristemmantels (*m*), wie sie dem Hauptsproß eignen, spielen sich also im kleinen auch an den Achselknospen ab. Die direkt an

zentrale Längsreihen ansetzenden bogenförmig nach außen und aufwärts gerichteten antiklinen Zellreihen, die das primäre Dickenwachstum einleiten, treten an der dargestellten Achselknospe sehr klar hervor, besonders in der linken Hälfte (m_a). Die rechte Hälfte der Achselknospe zeigt tief unten an ihrem Grund ein abwärts gerichtetes „Umbiegen" zentraler Längsreihen. Dieser Zellenverlauf hängt mit der Gesamtentwicklung der Achselknospen von den jüngsten Stadien her zusammen, worüber einmal an einer fortlaufenden Entwicklungsreihe dieser Knospen gehandelt werden müßte. Nach rückwärts zu wird der primäre Meristemmantel immer undeutlicher und ist, in 5 mm Entfernung vom VP. aus, nach beiden Seiten hin kaum noch meristematisch, während an seiner Stelle eine Trennungszone zwischen Rinde und Zentralzylinder immer schärfer zum Vorschein kommt, die sich schließlich als die von Meyer (1933, S. 21) näher beschriebene Sekundärendodermis mit anschließendem Perizykel aus zartwandigen, kleinen Zellen entpuppt. Eine exakte Analyse dieser Histogenese wäre erwünscht; hat doch schon Schacht (1856, Teil I, S. 296 ff., 1859, Teil II, S. 42) die Anschauung geäußert, daß die Endodermis (er spricht hier von dem „verholzten Verdickungsring") aus dem primären Meristemmantel hervorgehe, und Lindinger (1909, S. 244) erwähnt von einer Reihe Arten, darunter *Kniphofia „aloides"*, daß bei ihnen der Tätigkeit des noch sekundären Zuwachs liefernden Kambiums durch Umwandlung in eine Endodermis ein Ziel gesetzt würde. Man vergleiche auch die Ausführungen Falkenbergs zu dieser Frage (1876, S. 143 ff.), in der die gesamte ältere Literatur, insbesondere Sanio (1863), besprochen wird.

3. *Sparganium ramosum* Hudson, *Sparganium simplex* Hudson

Bei *Sparganium ramosum* ist die Achse in Höhe des VP. ebenfalls schon stark verbreitert (Taf. V 2). Gegenüber *Typha latifolia* ist der Bündelverlauf im Zentralzylinder ziemlich unregelmäßig, die Achselknospen wölben sich stärker hervor und ihr Zellgefüge bildet förmlich einen Ausstrahlungsherd gegen die Mutterachse zu. Merkwürdig ist eine Schicht von dunkler gefärbten, enger zusammengedrängten Zellen (*s*) am Grunde der jüngsten Seitenknospen, die wie ein Riegel vorgeschoben sind, bei weiterem Heranwachsen jedoch zur Seite gedrängt werden. Sie sind eine sehr brauchbare Richtmarke für eine genaue Analyse des primären Dickenwachstums der Achselknospen.

Der primäre Meristemmantel (*m*, Taf. V 3) tritt deshalb stärker in Erscheinung, weil seine antiklinal nach der Oberfläche des Sprosses verlaufenden Zellreihen, von den sehr deutlichen, langen Zentralreihen der Achselknospen verlängert werden. Ein medianer Längsschnitt durch den Bereich des Haupt-VP. (Taf. V 3) gibt ein besonders eindrucksvolles Bild von der Entwicklung der Achselknospen mit ihren schalenförmigen Zonen. Die Anfangsstadien des primären Meristemmantels werden hier freilich von den Zellbildungsnestern der Seitenknospen überdeckt, da deren längsverlaufendes Rippenmeristem, bezogen auf die Oberfläche des Rhizoms, in derselben Weise durch Bildung zahlreicher Periklinalwände tätig ist (innerhalb der Achselknospen selbst wären sie als Antiklinalwände anzusprechen[1]). Im linken unteren Viertel der Fig. 3 Taf. V sieht man nach links divergierende Zellreihen, die vom zentralen Korpusgewebe des VP. unter allmählicher Verbreiterung herabziehen. An manchen Stellen glaubt man eine fortlaufende Verbindung dieser abwärts gerichteten Zellzüge mit den aufsteigenden Reihen der darüberliegenden Achselknospen wahrzunehmen, was man als ein „Umbiegen" dieser Reihen beschreiben könnte. Gegenüber diesem Augenschein verläuft jedoch die Histogenese völlig anders, wie die Anlagenkomplexe der darüber befindlichen jüngeren Achselknospen lehren, wo, bezogen auf die zentralen Längsreihen des Haupt-VP., gesteigerte periklinale Wandbildung stattfindet. Nach rückwärts hört die Tätigkeit des primären Meristems bald auf, es geht über in die Grenzzone zwischen Zentralzylinder und Rinde, wo noch lokale Teilungen stattfinden und kleinere Bündel angelegt werden.

Bei *Sparganium simplex* ist die Achse viel dünner und dementsprechend das primäre Dickenwachstum geringfügig. Gleichwohl läßt sich die Kambiumzone des primären Meristemmantels ein gutes Stück weit vom VP. entfernt noch nachweisen. Eine beträchtliche Ausdehnung der Achse wird hier ermöglicht durch die Bildung größerer Luftgänge in der Rinde und vieler Interzellularräume im Zentralzylinder. Die geringe Erstarkung der Achse spiegelt sich auch wider in dem Verlauf der fast geraden Leitbündel, die steil nach abwärts in das Rhizom vordringen.

[1]) Das Dickenwachstum der Achselknospen selbst beginnt durch Einziehung periklinaler Wände in den Längsreihen der Korpus-Schichten, also in derselben Weise wie am Hauptsproß.

4. *Iris germanica* L.

Die von HELM (1936, S. 347 ff.) untersuchte *Iris spec.* stimmt im Erstarkungswachstum mit unserer Art überein und dürfte ebenfalls eine Gartenform von *Iris germanica* gewesen sein. Den Schichtenbau des VP. und die Blattentwicklung von *Iris germanica* hat jüngst RÜDIGER (1939) studiert und dabei auch die Frage der Achsenverstärkung aufgeworfen. Bei beiden Verfassern findet man zelluläre Schnittbilder nur von dem Bereich des eigentlichen VP., während bei MANGIN (1882) ein größerer zellulärer Ausschnitt des VK von *Iris sibirica* dargestellt ist (dessen Tafel IX Fig 5) In dieser Abbildung läßt sich recht gut die Entstehung des primären Meristemmantels erkennen, der hier wie in den bisher behandelten Beispielen durch periklinale Wandbildung in den äußeren Zellreihen des Korpus zustandekommt. RÜDIGER hat sich in der Frage, „durch welche Zellteilungsvorgänge im Scheitelteil die Zellreihen dieses Meristemmantels entstehen" (S. 421) entgegen HELM ebenfalls dahin entschieden, daß „diese Reihen hier durch Einziehung zahlreicher p e r i k l i n e r (gesperrt von mir) Wände in den unteren Zonen der Korpus-Außenlagen entstehen . . es kommt zur Ausbildung von nach außen drängenden, schrägen oder waagerechten Zellenzügen, die besonders deutlich unmittelbar unter den freien Achsenteilen sichtbar werden, die zwischen den älteren Blattanlagen hervortreten Diese Zellzüge bewirken nun die extreme Verbreiterung der Achse. Derartige Zellbilder entstehen immer bei einem Wachstum in vorwiegend zentrifugaler Richtung, also bei der Bildung sich stark verbreiternder Achsen" (S 421 f), wofür bei RÜDIGER als weiteres Beispiel die dicken Achsen von *Tradescantia albiflora* (S 405) genannt werden

Völlig anders deutet HELM die Bildung des primären Meristemmantels bei *Iris*, die grundsätzlich mit derjenigen bei den Palmen übereinstimmen soll (S. 350): „In beiden Fällen beginnen diese (die Vorgänge des primären Dickenwachstums) mit eindeutig a n t i k l i n a l e r (gesperrt vom Verfasser!) Wandbildung und ... enden diese Teilungen, ohne jemals ihre Richtung prinzipiell zu ändern, d. h. aus der antiklinalen Wandbildung plötzlich in die periklinale umzuschlagen, in der Bildung von antiklinal zur Oberfläche des VK. verlaufenden, durch anscheinend periklinale Wandbildung entstandenen Zellreihen, obwohl die Kontinuität der Teilungsrichtung von Anfang bis Ende gewahrt ist". HELM hat sich hierin aber getäuscht. Und was er für den Beginn des primären Meristemmantels gehalten hat, ist in Wirklichkeit der Bildungsherd einer Achselknospe mit ihrer charakteristischen Zellenanordnung, wie wir sie in ausgeprägtester Weise am Beispiel von *Sparganium ramosum* zeigen konnten (s. S. 304).

In Taf. VI 1 ist ein vergrößerter VK. wiedergegeben, dessen jüngstes Blatt 1 auf der rechten Flanke des VP. ausgegliedert und mit einem prokambialen Leitbündel versehen ist. Ihm befindet sich auf der linken Seite Blatt 2 distich gegenüber, das schon bedeutend

herangewachsen ist und dessen prokambialer Medianstrang tiefer in den Achsenkörper eindringt. In der Achsel dieses Blattes 2 ist eine leichte Vorwölbung bemerkbar, der im Innern die Bildung fast halbkreisförmiger, schalenartiger Zell-Lagen mit einem allmählichen Übergang von antiklinaler in periklinale Wandbildung entspricht. Es handelt sich hierbei nicht um die beginnende Ausgliederung eines neuen Blattprimordiums, sondern um Bildungsstadien einer Achselknospe. In den Achseln der Blätter 3 und 4 haben sich diese Seitensprosse (durch Pfeil markiert) beträchtlich fortentwickelt und vorgewölbt. Es sind die Partien, die Rüdiger als „freie Achsenteile zwischen den älteren Blattanlagen" bezeichnet hat. Daß die Vorwölbung in der Achsel von Blatt 2 kein Blattprimordium ist, kann man vor allem aus dem Verlauf des schon vorhandenen, für das nächste Blatt bestimmten prokambialen Bündels erschließen, das zu dem Bereich über der Achselsproß-Vorwölbung hinzieht. Außerdem ist ebendort die zweite Tunikaschicht bereits periklin aufgespalten, was unter der Aufwölbung des Achselsprosses nicht der Fall ist.

Läßt sich nun eindeutig die Entstehung des primären Meristemmantels durch periklinale Wandbildung in den längs verlaufenden Zellreihen am Grunde des VP. nachweisen? Auf dem Transversalschnitt durch das Rhizom (Taf. VI 1) ist der Einblick in die Bildungsvorgänge der Meristemzone getrübt durch die vorbeiziehenden Prokambiumbündel und durch die VPe. der Achselknospen. Klar tritt der primäre Meristemmantel mit der typischen Reihenanordnung seiner Zellen (*m*) erst unter Blatt 4 und seiner Achselknospe hervor, er läßt sich aber auch noch weiter gegen den VP. zu über das prokambiale Bündel von Blatt 2 hinweg verfolgen. Besser läßt sich seine Bildung aber auf einem Median- (Sagittal-) Schnitt durch das Rhizom nachweisen (Fig. 4)[1]. Der VP. ist hier natürlich weniger breit und steiler aufgerichtet, an seinem Grunde bilden die Scheidenränder von Blatt *1* Vorwölbungen, die folgenden Blätter *2* und *3* größere Zipfel und von Blatt *4* geschlossene Hüllen über dem VP. Hier stören keine Achselsproßanlagen und kaum Leitstränge das Zellgefüge. Es ist eindeutig zu erkennen, daß durch periklinale Wandbildung (erste Stadien mit × markiert) Zellreihen entstehen, die das primäre Dickenwachstum ermöglichen. In der linken Hälfte der Abbildung ist auch eine Zellteilungsfigur im Bereich des pri-

[1]) Entsprechend der Lage des Rhizoms um 90° gedreht zu denken. Mit *Ob* und *Un* ist die Oberseite und Unterseite des Rhizoms gekennzeichnet.

mären Meristemmantels zu sehen. Sehr umfangreich wird dieser jedoch bei *Iris* nicht und auch die Reihenanordnung seiner Abkömmlinge ist in den entfernteren Achsenteilen kaum mehr nachweisbar. Die Zellen des Korpus-Inneren, die in streckenweise deutlichen Längsreihen verlaufen, verbreitern sich unmittelbar unter dem VP. ziemlich stark, wodurch der axile Teil des Zentralzylinders

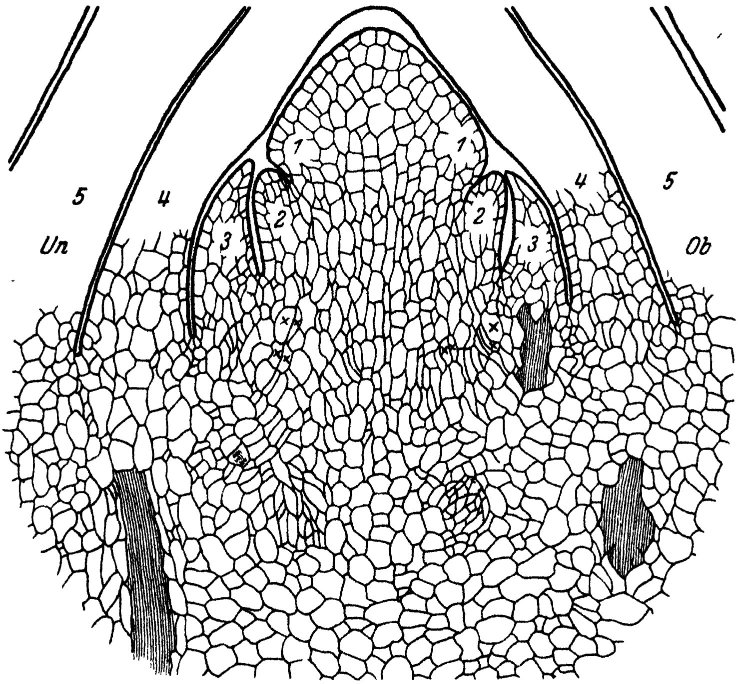


Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch den VK des Rhizoms von *Iris germanica*. Mit Ziffern Teile der Blattscheiden der getroffenen Blätter (*1*—*5*) bezeichnet, mit × die ersten Periklinalteilungen, die die Bildung des primären Meristemmantels einleiten. *Ob* Oberseite, *Un* Unterseite des in Wirklichkeit horizontal orientierten Rhizoms

in die Breite geht. Inwieweit spätere diffuse Zellteilungen bei seiner Erstarkung eine Rolle spielen bzw. ob sie überhaupt stattfinden, das müßte noch eingehender geprüft werden. Der nicht sehr lebhaft teilungstätige Meristemmantel entsteht demnach bei *Iris* ebenso wie bei den bisher behandelten Gattungen durch Einziehung periklinaler Wände in den äußeren, längsverlaufenden Zellenzügen des Korpus.

Nach rückwärts zu stellt der primäre Meristemmantel schon in einer Entfernung von etwa 3 mm hinter der Sproßspitze seine Tätigkeit ein. Seine Kambiumzone, die ohnehin ziemlich weit außen

fast direkt unter den Blattbasen gelegen war, erlischt. Auf dem Medianschnitt durch das Rhizom hebt sich auf der morphologischen Unterseite eine Zone zartwandiger Zellen ab, die nach oben in die Teilungsschicht des primären Meristemmantels mündet und neben der zahlreiche kleinere und meist quer getroffene Leitbündel liegen; die angrenzenden Rindenschichten weisen verschiedentlich antiklinale Zellreihen auf. Auf dem Transversalschnitt durch das Rhizom läßt sich in einer Entfernung von 6—7 mm hinter der Sproßspitze die Grenze zwischen Zentralzylinder und Rinde ungefähr angeben, eine wohl entwickelte Grenzschicht ist aber nicht nachzuweisen; das Rhizom hat hier eine Breite von 10 mm. Eine entsprechende Bildung erwähnt FALKENBERG bei *Iris Pseudacorus* (1876, S. 69) in seinen „zartwandigen Grundgewebeschichten an der Oberfläche des Zentralzylinders des Rhizoms", in die das Perikambium (der Perizykel) der sproßbürtigen Wurzeln übergeht. Andererseits machen spezifisch entwickelte Zellen durch den ganzen Sproß von *Iris Pseudacorus* die Grenze zwischen Rinde und dem Zentralzylinder dem Auge direkt wahrnehmbar" (S. 67). SCHOUTE (1903 a, S. 104) bemerkt von 3 *Iris*arten, darunter von *Iris variegata* L., die er selbst untersucht hatte, daß eine Endodermis, hier zugleich Schutz- und Stärkescheide, im Rhizom nur auf der Unterseite vorhanden sei.

5. *Allium Cepa* L.

Nach HELM (1936, S. 331 f.) verhält sich bei dieser Art die Entstehungs- und Differenzierungsweise des primären Meristemmantels ebenso wie bei den von ihm ausführlicher beschriebenen Zwiebelpflanzen *Crinum Moorei* und *Galanthus nivalis* (siehe unsere Würdigung dieser Ergebnisse S. 300). Danach müßten die ersten Teilungen, die zur Anlegung des Meristemmantels führen, periklinale Wandbildungen sein wie bei unseren bisher besprochenen Untersuchungspflanzen. Dies ist tatsächlich auch der Fall, wenngleich die Verhältnisse durch den Bau des sehr niedrigen, flachen, dafür um so breiteren Vegetationspunktes komplizierter sind. FALKENBERG (1876, S. 49 f.) hat das Zustandekommen des primären Meristems bereits erkannt und gut beschrieben: „Der VP. der Zwiebel wird von ungeordnetem Meristem zusammengesetzt, dessen der Zwiebelachse zunächst gelegene Zellen, nachdem sie sich wenig und unregelmäßig geteilt haben, bald in Dauerzellen sich verwandeln. In einer auswärts von diesen Zellen gelegenen und von ihnen nicht scharf gesonderten Schicht treten dagegen in zentrifugaler Richtung nach und nach zahlreiche, der Oberfläche der Zwiebel parallele Scheidewände auf, welche die ursprünglichen Zellen in eine Reihe radial hintereinander liegender Zellen zerlegen. Die innersten derselben werden zu Dauerzellen und unterscheiden sich in nichts von dem unregelmäßigen Parenchym in der Mitte der Zwiebel, wogegen die äußeren, anfangs ziemlich schmalen tafelförmigen Zellen noch lange Zeit eine außerordentlich regelmäßige radiale Anordnung beibehalten ... Es vollzieht sich so in der Zwiebel von

Allium Cepa ein Prozeß, der mit der Wirksamkeit des SANIOschen Verdickungsringes, wie er sich bei *Ruscus* fand, identisch scheint." Dieser Autor hat auch festgestellt, daß die Zellen des primären Meristemmantels mit dem Urmeristem des VP. in Zusammenhang stehen. Auf welche Art und Weise dies geschieht, wollen wir im folgenden am Zellbild des VK. aufzeigen.

Die eine Hälfte eines medianen Längsschnittes durch eine 2 cm starke Zwiebel ist in Taf. VI 2 dargestellt. Der flache, breite VP. liegt in einer seichten Scheitelgrube. Es hebt sich ein zentraler Achsenkörper, der unmittelbar auf die Erstarkung der inneren Bildungsgewebe des VP. zurückgeht, ab von einer mächtigen angrenzenden Außenschicht aus langen, wohlgeordneten Zellreihen, die antiklinal zu den Blattbasen hin verlaufen und gegen den Grund der Zwiebelscheibe durch etwas stärkeres Wachstum der oberseits gelegenen Zellwände nach unten umbiegen. Der Zwiebelkuchen wird von den großen Medianbündeln der Blätter durchzogen, die weit nach innen eindringen sowie von anders verlaufenden, schräg und längs getroffenen Leitsträngen durchsetzt[1]). Der primäre Meristemmantel samt den von ihm gebildeten Geweben (*m*) tritt auf der Gesamtübersicht in Form längerer Antiklinalreihen erst unter der Basis von Blatt *4* deutlich in Erscheinung und wird nach außen und unten zu immer breiter. Seine kambiale Zone verliert schon früh (etwa unter der Basis von Blatt *10*) ihren meristematischen Charakter und geht, ebenso wie ihre Abkömmlinge, in den Zustand von Dauergewebe über.

An zwei Einzelansichten aus der Umgebung des VP. wollen wir die ersten Anfänge der Anlegung des primären Meristemmantels aufsuchen (Fig. 5 u. 6)[2]). In Fig. 5 ist der eigentliche VP. wiedergegeben und der Übergang seiner zentralen Zellen in rückwärtiges Dauergewebe zu verfolgen. Anscheinend ist bei *Allium Cepa* ebenso wie bei dem von RÜDIGER (1939) untersuchten *Allium Porrum* nur eine Tunikaschicht vorhanden. An der linken Flanke des VP. beginnt die Bildung des Blattes *1* mit einer Vorwölbung und periklinalen Teilungen im Innern; durch mehrfache solche Teilungen entstehen aus den wenigen Zellgruppen direkt unter dem Scheitel des VP. eine größere Anzahl von strahlenförmig sich ausbreitenden Längsreihen, in denen sich Teilungen nach Art eines Rippenmeristems abspielen. Ihre Zellen dehnen sich weiter innen stark

[1]) Eine genaue Analyse des Bündelverlaufes kann im Rahmen dieser Untersuchung nicht gegeben werden

[2]) Die Zeichnungen sind spiegelbildlich verkehrt im Vergleich mit der Mikrophotographie Taf. VI 2.

in die Breite, wodurch unmittelbar unterhalb des VP. der zentrale Achsenkörper beträchtlich zu erstarken vermag. Diese Erstarkung würde aber nicht ausreichen zur Bildung der umfänglichen Zwiebelscheibe, wenn nicht ein primärer Meristemmantel neues Gewebe anlagerte. Dessen Anlegung erfolgt hier erst unter der Basis des Blattes 2 und weiter auswärts (unter s_3), wie schon aus Fig. 5,

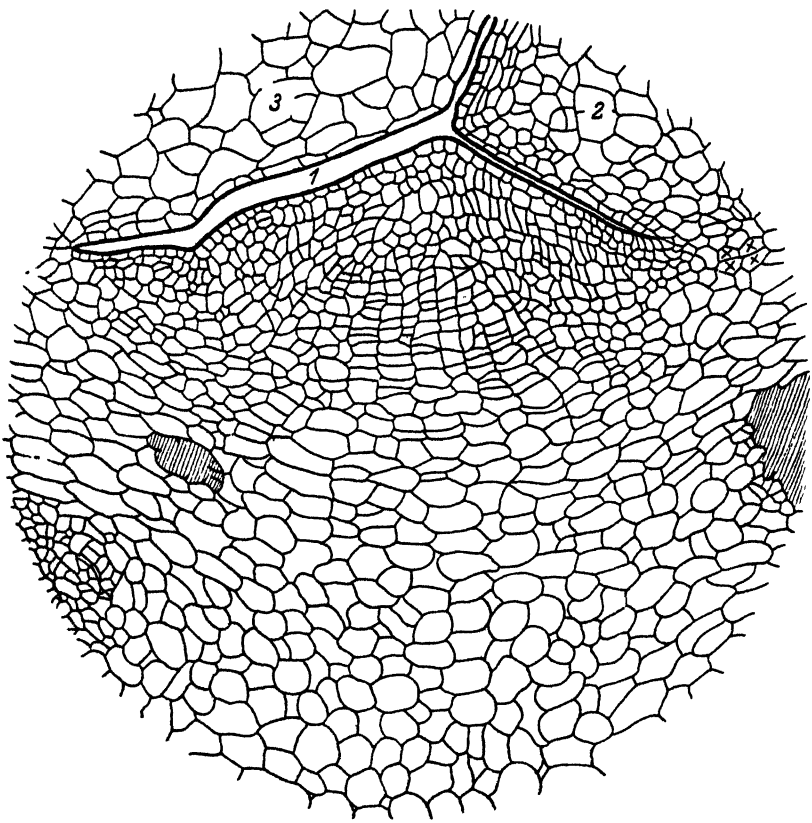


Fig. 5 Medianer Längsschnitt durch die Zwiebel von *Allium Cepa*, den VP. und das aus ihm hervorgegangene zentrale Achsengewebe zeigend Teile der Blattprimordien ihrer Altersfolge nach bezeichnet (*1*—*3*). Beschriftung wie in Fig. 4

besonders aber aus Fig. 6 zu ersehen ist. Durch die rasch und kräftig erfolgende Ausdehnung der innersten Korpus-Abkömmlinge in antiklinaler Richtung werden die äußeren Zell-Lagen, die sich ebenfalls neben dem VP. erheblich vergrößern, aufwärts und zur Seite geschoben. Hier auftretende Periklinalwände werden also bereits parallel zur Sproßoberfläche, d. h. waagerecht orientiert sein

müssen, was die Beobachtung auch bestätigt (die entsprechenden Zellen in den Figuren mit × gekennzeichnet).

RÜDIGER (1939, S. 423) kam bei *Allium Porrum* zu demselben Ergebnis; wenn er auch keine Abbildungen als Beleg dafür beibringt — die zelluläre Zeichnung des VP. stellt einen zu kleinen Ausschnitt dar (seine Abb. 18) und der Längsschnitt durch das Innere der Scheitelgrube (seine Abb. 17) ist nur im Umriß wiedergegeben — so wird doch in der Beschreibung eindeutig die Entstehungsweise des primären Meristems klargelegt: „Die Tätigkeit des — hier

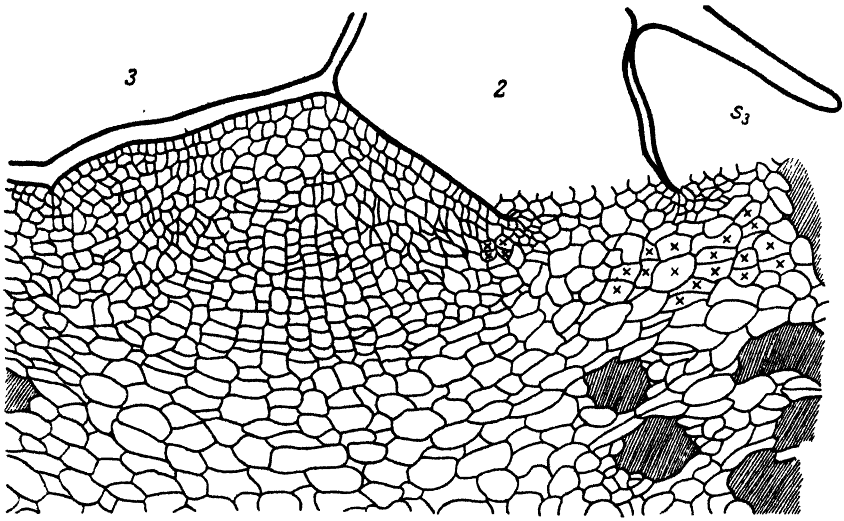


Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch die Zwiebel von *Allium Cepa*. Rechts vom VP unter der Basis von Blatt 2 und der Scheide von Blatt 3 (s_3) Beginn der Anlegung des primären Meristemmantels (×).

übrigens in ganz ähnlicher Weise wie bei *Iris* durch perikline Teilungen von Korpuszellen entstehenden — primären Meristemmantels ist also bei *Allium Porrum* sehr stark. Ähnliche Verhältnisse werden von HELM für die Palme *Livistona chinensis* beschrieben". Ferner können hier angeschlossen werden die Arbeiten von VERSLUYS (1925) über *Hyacinthus orientalis* und CHOUARD (1931) über die *Scilleae* unter den *Liliaceae*, wozu man die Bemerkungen HELMS (1936, S. 332 f.) vergleiche. Besonders wichtig ist die Feststellung von VERSLUYS (S. 71) „that the cambium we found in the bulb disc merges into the meristematic cells of the vegetation point". Wir hingegen glauben das „Auftauchen" dieses Meristemmantels aus dem Urmeristem klar erwiesen zu haben.

6. *Kniphofia Uvaria*

Bei Studien über die einzigartige, scheinbar dekussierte Blattstellung in dieser Gattung[1]), besonders innerhalb der Sektion

---

[1]) In der Arbeit von HAUSEN (1900) wird die Blattstellung von *Kniphofia „aloides"* falsch dargestellt. Verf. spricht von einem Übergang der spiraligen in

Uvaria, habe ich (ECKARDT, 1941, S. 86) an Querschnitten durch die Sprosse von *Kniphofia Uvaria* gefunden, daß der VP. in einer Scheitelgrube liegt, was sich auch am Längsschnitt (Taf. VII 1) nachweisen läßt. Besonders tief sind diese Scheitelgruben an Achselknospen (Fig. 7), es muß daher ein bedeutendes primäres Dickenwachstum hier stattfinden. Die Achsenverstärkung erfolgt ähnlich wie bei *Typha* und es sind, wie eine genaue Betrachtung der Taf. VII 1 lehrt, die vom primären Meristemmantel gebildeten, antiklinal nach außen zu den Blattbasen wie auch sehr weit nach innen bis an den schmalen zentralen Achsenkörper verlaufenden Zellreihen schön zu verfolgen. Der VP. ist ähnlich dem von *Allium Cepa* gebaut, breit und flach gewölbt (Fig. 7 u. 8). In Fig. 8 ist auf seiner rechten Flanke ein Blattprimordium ausgegliedert worden (*b*), während dessen Partner erst viel später distich gegenüber angelegt wird. Das nächst ältere Blattpaar steht gekreuzt dazu und man sieht von ihm nur eine sich über den VP. wölbende Hülle. Auf der linken Flanke des VP. der Fig. 8 setzen in den vom VP. herabziehenden periklinalen Längsreihen tangentiale Teilungen ein, worauf der Pfeil hinweist, die den Anfang der Tätigkeit des primären Meristemmantels bezeichnen. Nach links werden diese Periklinalteilungen immer häufiger, so daß senkrecht zur Sproßoberfläche verlaufende Zellzüge in Erscheinung treten.



Fig. 7. Übersichtsbild eines medianen Langsschnittes durch eine Achselknospe von *Kniphofia Uvaria*. *V* Vorblatt, *Hp* Gewebe des Hauptsprosses

Der primäre Meristemmantel (*m*) liegt demnach hier weit außen direkt unter den Blattansätzen. Seine Kambiumzone verläuft anfangs etwa in der Mitte zwischen ihren Bildungen. Weiter rückwärts, wo der Kambiumring des primären Meristemmantels

die dekussierte Stellung (der Übergang vollzieht sich aber von der distichen in eine scheinbar dekussierte), er hat die stets vorhandenen ganz herumgreifenden Blattscheiden bei den jüngeren Blättern übersehen und hielt die inneren Blattpaare demzufolge für echt dekussiert. Die nur einmal beobachtete ⅖-Stellung der Blätter hielt er für eine Abnormalität, was durchaus nicht zutrifft, siehe die Darstellung bei ECKARDT (1941, S. 85 ff).

übergeht in ein, wie man zu sagen pflegt, „sekundär“ arbeitendes Kambium (*k*), erfolgt der Zuwachs hauptsächlich nur noch nach innen (Taf. VII 1). In dem Rhizom von *Kniphofia Uvaria* ist also die Erstarkung hauptsächlich dem primären Meristemmantel zuzuschreiben; dessen Kambiumschicht bleibt aber in den rückwärtigen Achsenteilen noch erhalten und tritt in einer Entfernung von etwa 4 mm seitlich vom VP. dadurch besonders auffällig in Erscheinung, daß sie zwischen ausdifferenziertes Rinden- und Zentralzylinder-Ge-

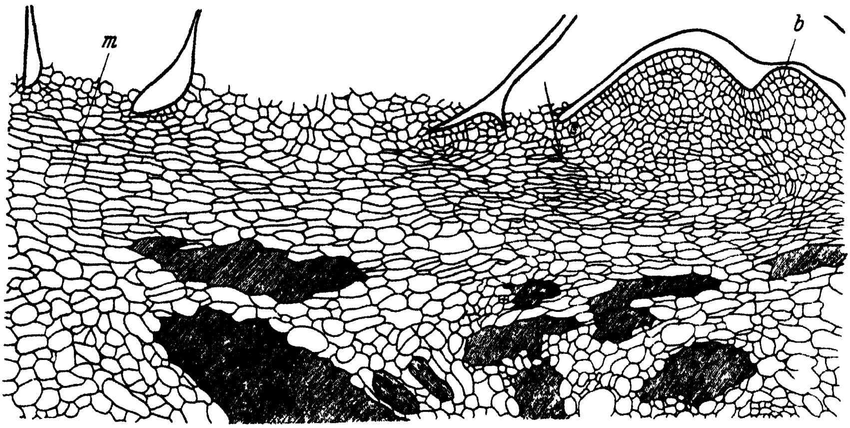


Fig. 8 *Kniphofia Uvaria*. Vergrößerter Ausschnitt aus dem Bereich des VK. der Taf. VII 1 (spiegelbildlich zu der Tafelfigur!). *b* jüngstes Blattprimordium, *m* primärer Meristemmantel mit Pfeil dessen Ursprung markiert

webe zu liegen kommt. *Es besteht demnach ein fließender Übergang zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum.* Der „sekundäre“ Zuwachs ist nicht das Ergebnis einer Neubildung, sondern das der Fortdauer einer Meristemschicht, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Urmeristem des VP. steht.

Daß bei *Kniphofia* ein Verdickungsring vorkommt, hat zuerst HAUSEN erkannt (1900, S. 47): „Zwischen Zentralzylinder und Rinde (befindet sich) die rings um den Stamm verlaufende, sehr spärlich in Teilung begriffene Verdickungszone“. S. 48: „Meist hatten sich nur 1—3 radial übereinander gelegene Zellen tangential geteilt, doch waren auch in dieser Zone ganz junge prokambiale Stränge (seine Fig. 19) vorhanden, die, da solche im Zentralkörper sonst nie vorkamen, offenbar sekundärer Natur sind“. Die sekundäre Dickenzunahme ist hier unbeträchtlich, das starke Rhizom verdankt seine Entstehung hauptsächlich der Tätigkeit des primären Meristemmantels, also dem primären Dickenwachstum, worüber HAUSEN sich jedoch nicht geäußert hat.

7. *Liriope Muscari* (Dcne.) Bailey

Diese Pflanze ist unter den älteren Namen *Ophiopogon Jaburan* bzw. *O. muscarioides* bekannter. Ein medianer Längsschnitt durch das Ende des dort aufgerichteten Rhizoms (Taf. VIII 1) läßt eine beachtliche Scheitelgrube erkennen, die sich zwar mit solchen von Palmen (Taf. VIII 2) noch nicht messen kann, aber typisch mit ihnen übereinstimmt. Der flache und gegenüber den Blattprimordien an

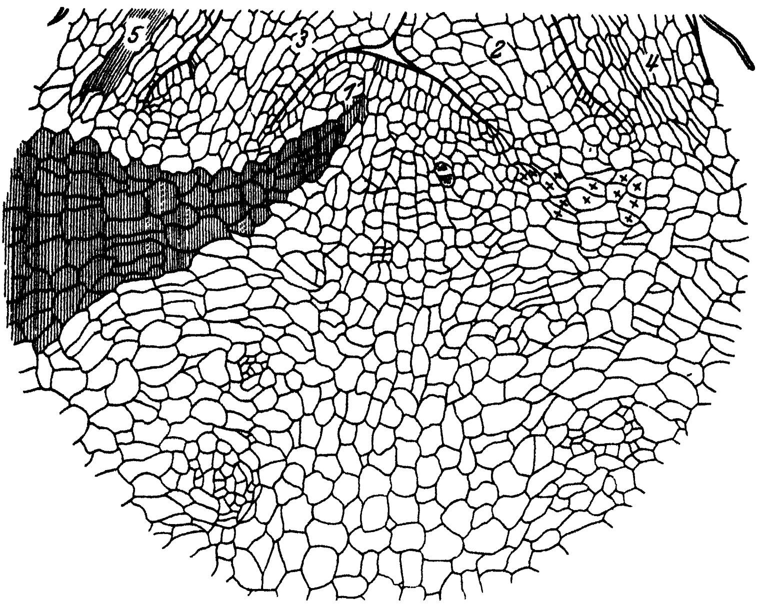


Fig. 9. *Liriope Muscari*. Vergrößerte zellulare Wiedergabe des VK. aus dem medianen Längsschnitt der Taf. VIII 1. *m* Kambiumzone des primären Meristemmantels

Mächtigkeit zurücktretende VP.[1]) besitzt einen ausgesprochenen Plastochron-Formwechsel, wodurch die Blätter fast in pseudoterminaler Stellung an ihm entspringen (vgl. die Erörterungen von Buder bei Rüdiger 1939, S. 432). In hervorragender Weise ist hier an der Reihenanordnung der Zellen der vom primären Meristemmantel geschaffene Zuwachs wahrzunehmen, der sich an den wenig verbreiterten, innersten Achsenkörper anschließt. Die in der linken Hälfte der Fig. 1 Taf. VIII sichtbaren Blattspurbündel ordnen sich den bogenförmig nach aufwärts und leicht nach innen ge-

[1]) Vgl. auch den Querschnitt durch die Region des VP. von *Liriope Muscari* bei Eckardt (1941, Taf. IV 4).

wandten antiklinalen Zellreihen des primären Meristemmantels vollkommen ein.

Ein vergrößerter Ausschnitt vom Inneren des VK. (Fig. 9) soll uns wieder das Zustandekommen des primären Meristems durch Einziehung von Periklinalwänden vor Augen führen. Der fragliche Bereich ist in der linken Hälfte durch Schraffur, auf der rechten durch × hervorgehoben. Es herrscht hinsichtlich der Erstarkung völlige Übereinstimmung mit den Verhältnissen unserer bisherigen Untersuchungspflanzen. Der VP. stellt eine abschüssige Wölbung scheinbar auf der rechten Flanke des Blattprimordiums *1* dar, die folgenden Blätter sind mit Ziffern bezeichnet. Der VP. scheint eine zweischichtige Tunika zu besitzen.

Bei *Liriope Muscari* hat nun bereits Zweigelt (1912, S. 415) sekundäres Dickenwachstum festgestellt: „Das sekundäre Dickenwachstum, das ich bei *Asparagus Sprengeri*, *Danae Laurus*, *Sanseviera fasciata*, *Ophiopogon Jaburan* und *japonicus* (vgl. die folgende Darstellung unter 8. *Mondo japonicum*, S. 315 ff.), *Smilax syphilitica* beobachtete, geht stets in typischer Weise vor sich". Die Kambiumschicht des sekundären Zuwachses steht, wie wir in Übereinstimmung mit den Vorgängen bei *Kniphofia* nachweisen konnten, in fortlaufendem Zusammenhang mit der eigentlichen Teilungszone des primären Meristemmantels (Taf. VII 2, *k* mit *m*), die beide somit identisch sind und aus dem Urmeristem des VP. sich herleiten. Diese Kambiumzone liegt ähnlich wie bei *Stratiotes* in einiger Entfernung unter den Blattbasen. Die Achse verdankt freilich ihre Erstarkung auch hier hauptsächlich dem primären Dickenwachstum, wie schon die Bildung einer größeren Scheitelgrube verrät, der sekundäre Zuwachs ist aber, wie Querschnitte beweisen, nicht unbedeutend und erfolgt hauptsächlich durch nach innen abgegebene Zellreihen und darin ausdifferenzierte Bündel.

8. *Mondo japonicum* (L. fil.) Farwell

Diese mit *Liriope Muscari* verwandte Art hieß früher *Ophiopogon japonicus*. Ein Längsschnitt durch eine Endknospe des Rhizoms (Fig. 10) zeigt, daß die Erstarkung bereits dicht unter dem leicht eingesenkten VP. große Ausmaße erreicht. Sehr klar lassen sich auch hier die antiklinalen Zellreihen des primären Zuwachses nachweisen (durch Striche angedeutet), die bis zu dem im Inneren erkennbaren zentralen Achsenkörper vordringen (sie sind nur im oberen Teil des Rhizoms eingezeichnet). Die Leitbündel sind durch unregelmäßige Schraffur kenntlich gemacht worden. Die Anlage

einer Achselknospe führt zu einer Richtungsänderung der Zellreihen des primären Meristemmantels, der damit in fortlaufende Verbindung gebracht wird mit dem an der Seitenknospe in Bildung begriffenen. Der in Fig. 10 umrissene Ausschnitt aus dem Bereich dieser Achselknospe (Fig. 12 I) erlaubt wiederum einen Einblick in die Bildungsweise des primären Meristems durch Periklinalwand-Bildung (schraffierte Zone links unterhalb vom flachen VP.). Rechts oben vom VP. aus wird dieser erst angelegt (×) und seine Zellreihen verlaufen parallel zu den hier angrenzenden Reihen des Meristemmantels des Hauptsprosses. In der rechten unteren Hälfte dieser Fig. ragt eben noch die Kambiumzone des Hauptmeristemmantels (*m*) herein, der Anschluß an die entsprechende Zone der Achselknospe ist aber noch nicht vollzogen, wenngleich die Wandrichtungen (in beiden Bereichen durch Pfeile angegeben) schon fast die gleichen sind. In Fig. 11 I und II sind VK. von Triebspitzen der Rhizome wiedergegeben, die den Ursprung des primären Meristemmantels in unmittelbarer Nähe des VP. vor Augen führen. Die zweite Tunikaschicht wurde nach rückwärts zu verfolgt (durch Schraffur gekennzeichnet), wo sich bald wie in den benachbarten Zell-Lagen die ersten Periklinalteilungen vollziehen. Der VP. ist so flach, daß auch die zentralen Längsreihen aus dem Korpus, die sich wie ein Rippenmeristem verhalten, Wände einziehen, die bezüglich der Oberfläche des VP. periklinal orientiert sind und daher nach den Seiten Anschluß finden an die antiklinalen Zellzüge des



Fig. 10. *Mondo japonicum.* Medianer Langsschnitt durch die Endknospe des Rhizoms. Durch Striche im oberen Teil des Schnittes der gesamte primare Zuwachs gezeichnet, im unteren Teil nur mehr die Verlangerung des Kambiumzylinders nach unten und das von ihm gelieferte „sekundäre“ Gewebe. Leitbündel unregelmäßig schraffiert

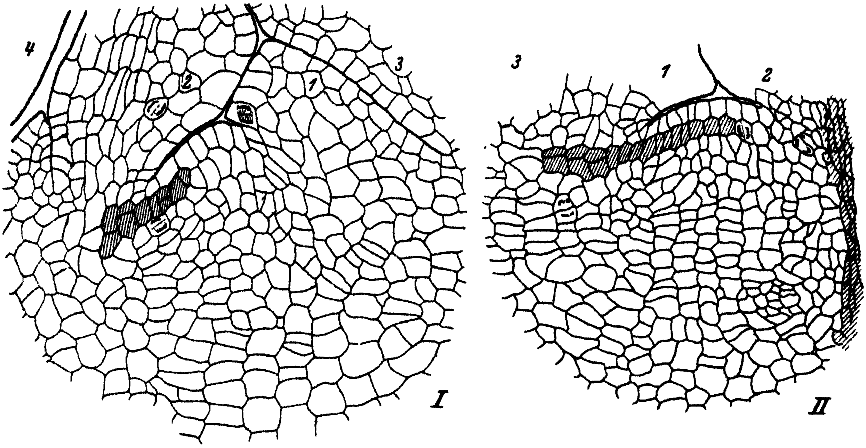


Fig 11. *Mondo japonicum.* Mediane Längsschnitte durch den Sproßscheitel. Zweite Tunikaschicht und ihre Abkömmlinge schraffiert Nahere Erläuterung im Text

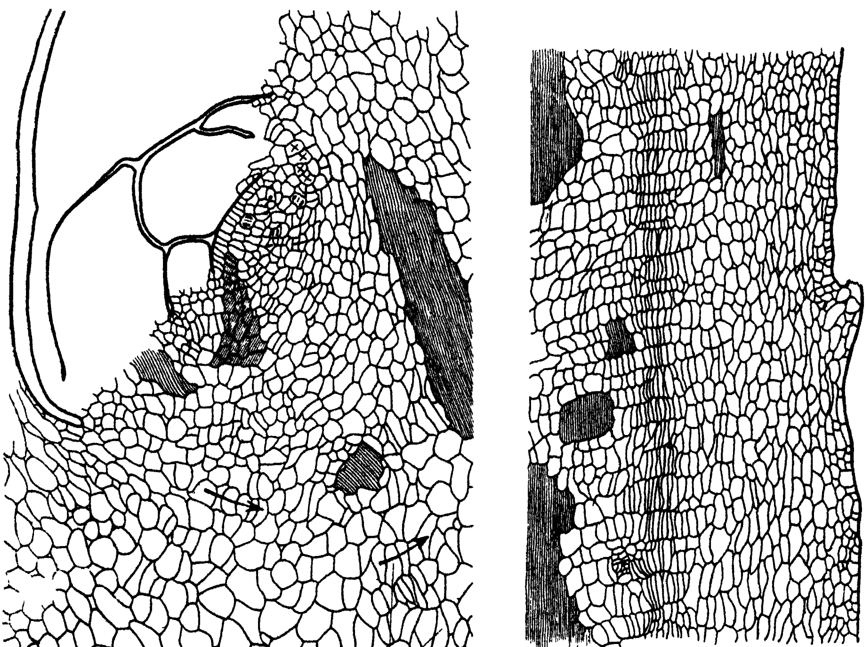


Fig. 12. *Mondo japonicum.* Vergrößerte zelluläre Wiedergabe der in Fig 10 umrandeten Bezirke. I Achselknospe des Rhizoms, *m* Teile des Meristemmantels des Hauptsprosses, mit Pfeilen die Zellreihen des Meristemmantels am Hauptsproß und an der Achselknospe bezeichnet. Erläuterung siehe Text, II Ausschnitt aus dem Kambiumzylinder, der noch sekundär tätig ist

primären Meristemmantels (bes. in Fig. 11 II, linke Hälfte). Zellteilungs-Spindeln geben unmittelbar über die Histogenese Aufschluß (Fig. 11, 12 I).

Mondo japonicum bildet Ausläufer mit verlängerten Internodien und schuppenartigen Niederblättern. Das Ende eines solchen Ausläufertriebes gewährt im Längsschnitt das Aussehen der Fig. 13 I. Die Erstarkung der Achse durch die Tätigkeit des pri-

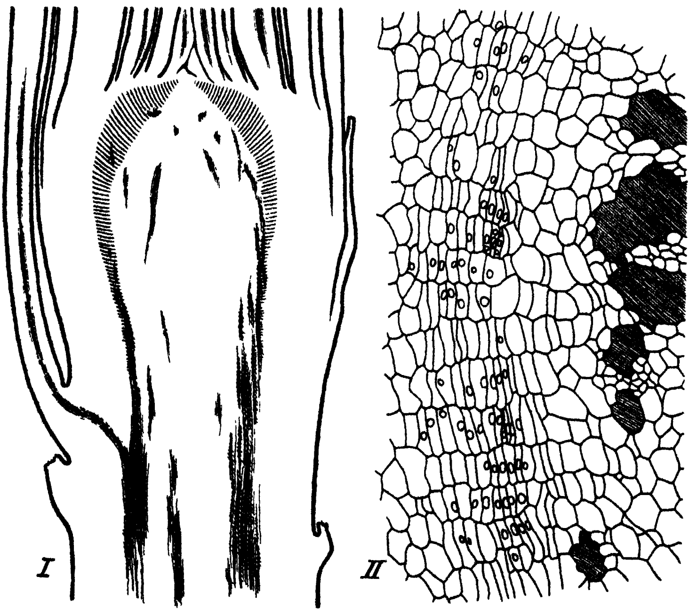


Fig. 13. *Mondo japonicum.* I Medianer Langsschnitt durch das Ausläuferende. Mit Strichen die hauptsächliche Teilungszone des primaren Meristemmantels angegeben, der nach rückwärts in längsverlaufende Leitstrange mündet. II Teil eines Querschnittes durch eine Keimpflanze unterhalb des VP., den Kambiumring zeigend

mären Meristems äußert sich in der gegen die Spitze zu gesteigerten Dickenzunahme, hier kann man auch die Antiklinalreihen des primären Zuwachses wiederfinden (durch Striche angedeutet). Die Erstarkung der Achse wird noch fortschreiten, was man daraus ersieht, daß noch keine Scheitelgrube gebildet ist. In Fig. 14 ist die Scheitelregion des Ausläufers der Fig. 13 I vergrößert und zellulär herausgezeichnet. Auch hier erfolgt die Anlegung des Meristemmantels durch Bildung periklinaler Wände in den vom VP. ausgehenden Zellreihen. Sehr klar hebt sich von dem gebildeten Zuwachs schon unweit vom VP. die eigentliche Kambiumzone ab (*m*),

die nach rückwärts, ähnlich wie bei *Kniphofia* und *Liriope* noch eine Zeit lang „sekundär“ tätig ist. Beim Ausläufersproß mündet sie allerdings in eine Zone längsverlaufender Leitbündel ein (Fig. 13 I), während sie am eigentlichen Rhizom als solche erhalten bleibt und auf dem Längsschnitt (Fig. 12 II, d. i. der rechte untere Ausschnitt der Fig. 10) sich klar heraushebt. Dieser Verdickungsring arbeitet vornehmlich nach innen zu, wie die anstoßenden Reihen ausdifferenzierter Zellen beweisen im Gegensatz zu der Rindenschicht, die keinen solchen Bau aufweist. Schon Keim-

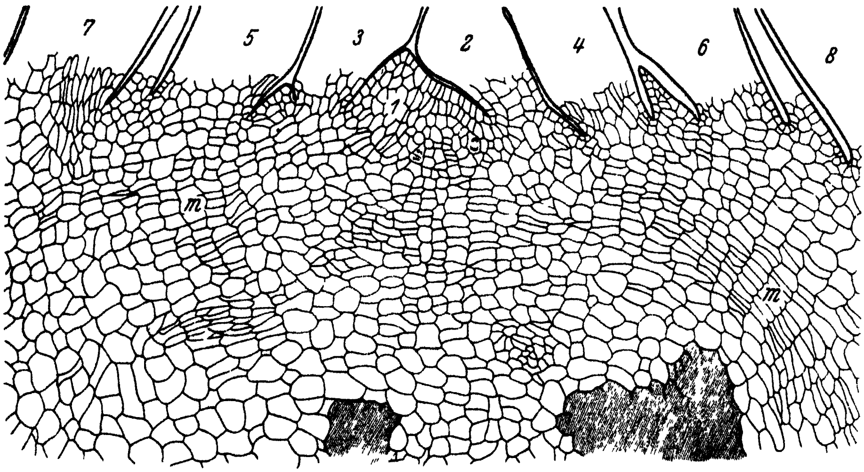


Fig. 14. *Mondo japonicum.* Vergrößerte Wiedergabe des VK. der Fig 13 I. Die antiklinal zu den Blattbasen hin verlaufenden Reihen des primären Meristemmantels und seine Kambiumzone (*m*) treten sehr deutlich hervor

pflanzen besitzen den Verdickungsring, aus dem auch neue Leitbündel hervorgehen. Einen Ausschnitt davon gibt die Fig. 13 II, die so orientiert ist, daß der Zentralzylinder mit den schraffiert eingezeichneten Leitbündeln rechts gelegen ist, wie das ja auch aus der Bogenkrümmung des Kambiumringes zu entnehmen ist.

Zusammenfassend können wir also von allen bisherigen Untersuchungspflanzen feststellen, daß der primäre Meristemmantel durch Einziehung von periklinalen Wänden in den längsverlaufenden Außenlagen des Korpus entsteht, und daß er, obwohl anfänglich nach Art eines Etagenkambiums arbeitend, bald eine eigentliche Kambiumzone erkennen läßt, die nach außen und innen tätig ist. Meist stellt diese Zone nach rückwärts ihre Tätigkeit ein und geht in die Grenzschichten zwischen Zentralzylinder und Rinde über, aus welcher Zone früher oder später die sproßbürtigen Wur-

zeln entspringen. Bei einigen Pflanzen wie *Kniphofia, Liriope* und *Mondo* ist die Kambiumzone aber noch längere Zeit am ausgebildeten Sproß tätig und bewirkt eine, allerdings geringfügige, sekundäre Dickenzunahme.

9. *Palmae*

a) Blick auf die Literatur Über die Struktur des Stammes der Palmen besitzen wir eine Reihe ausgezeichneter Arbeiten, angefangen von dem Monumentalwerk über die „Naturgeschichte der Palmen" von MARTIUS mit Beiträgen von MOHL (1831, übers. 1845), über KARSTEN (1847) bis zu SCHOUTE (1912). Schon bei MARTIUS findet man Abbildungen von Scheitel-Langsschnitten auf seiner Taf. Z_{VI} (Achselknospe von *Chamaerops humilis*), besonders aber in Taf Z_{VII}, wo die Scheitelgrube einer erwachsenen Pflanze von *Phoenix dactylifera* dargestellt ist mit schematischer Eintragung der den hauptsachlichen Wandrichtungen entsprechenden Abschnitte prokambialer Bündel, die wieder ein Abbild der Tätigkeit des primären Meristemmantels sind. KARSTEN (1847) hat diesen Kegelmantel kambialen Gewebes in der Scheitelregion des Palmenstammes erkannt und festgestellt, daß durch seine Tatigkeit der Stamm bereits primär seine endgültige Dicke erreicht. Die ersten Angaben über den Ursprung des am Palmenscheitel besonders mächtigen primären Meristemmantels verdanken wir indes erst STRASBURGER (1906) Danach wurde sich seine Bildung bei *Washingtonia filifera* Wendl. ebenso vollziehen wie bei den von uns bisher behandelten Monokotylen (S. 584): „In der Insertionshohe der jüngsten Blattanlage stellt sich ganz unvermittelt eine Teilung durch Periklinen in allen Zellschichten des Periblems und Pleroms ein, nur das Dermatogen bleibt davon ausgeschlossen. Die Teilungen folgen in fast endloser Zahl aufeinander und verwandeln jede Zelle der ursprünglichen Mantel-Schichten in eine Zellreihe, welche rechtwinklig zu den früheren Periklinen orientiert scheint Dadurch werden die Periklinen sofort undeutlich, wahrend die neuen Zellreihen sich als Antiklinen deutlich zeichnen" Dazu hat STRASBURGER eine halb-schematische Längsschnittansicht gegeben (Taf III 2), die ebenso wie Fig 1 dieser Tafel die tiefe Scheitelgrube zeigt, in deren Grund der eigentliche VP. aufragt Die antiklinal zu den Blattbasen und bogenförmig verlaufenden Zellreihen des primaren Meristems sind schematisch durch zueinander parallele Bögen eingetragen, die er sogar unter der Kuppe des VP. ohne Unterbrechung durchziehen läßt Bei Behandlung des Dickenwachstums der Palmen in der „Systematischen Anatomie der Monokotyledonen" durch SOLEREDER-MEYER (3. Heft, 1928, S. 63 f.) wird hauptsächlich SCHOUTE (1903 b, 1912) herangezogen, der jedoch uber das primare Dickenwachstum keine speziellen Untersuchungen angestellt hatte. Auch MÖBIUS kommt in seiner „Geschichte der Botanik" zu dem Schluß (1937, S 220), daß in der Frage des Dickenwachstums bei Monokotylen „die Palmen am meisten Schwierigkeiten bereiteten". So hat HELM (1936) das Verdienst, zum erstenmal für die Histogenese beim Erstarkungswachstum der Palmen und anderer Monokotylen Unterlagen geliefert zu haben, die auch auf Grund der zellularen Zeichnungen und der Mikrophotographien eine Nachprüfung gestatten.

Bei unseren bisherigen Untersuchungspflanzen wurde der primäre Meristemmantel dicht unterhalb des VP. in äußeren Korpus-Lagen durch fortgesetzte Bildung von Periklinalwänden angelegt.

So schilderte STRASBURGER die Vorgänge des Erstarkungswachstums bei der Palme *Washingtonia filifera.* Im Gegensatz dazu glaubte HELM (1936, S. 335 ff.) bei *Livistona chinensis* (ebenso wie bei *Iris germanica*) eine andere Bildungsweise gefunden zu haben. Bei *Iris* haben wir das Irrtümliche dieser Auffassung bereits erwiesen (S. 306). Im folgenden werden wir zeigen, daß auch die Palmen im primären Dickenwachstum mit den anderen Monokotylen übereinstimmen.

HELM fand im Grunde des eigentlichen VP. von *Livistona chinensis* (seine Abb. 8 I) nach rückwärts divergierende Längsreihen (Periklinalreihen), in denen eine Zellvermehrung nach Art eines Rippenmeristems stattfindet. Diese Zellreihen, in denen hauptsächlich die Einziehung antiklinaler Wände stattfindet, sollen nach außen zu umbiegen, bis sie einen antiklinalen Verlauf gegen die Sproßoberfläche, d. h. auf die Blattbasen zu, annehmen und ihre Wände, bezogen auf die Oberfläche der Scheitelgrube, dann als periklinal gestellt erschienen. HELM meint dazu (1936, S. 338): „Von einer Teilung durch Periklinen in allen Zellschichten des Periblems und Pleroms (STRASBURGERs Worte) ist nicht das Geringste zu bemerken. A n t i k l i n a l e Wände beherrschen in dieser Zone völlig das Bild. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß unmittelbar unter den Blattanlagen die Richtung der Teilungswände bezüglich des Verlaufes der Einsenkung annähernd parallel, d. h. periklinal ist. Denn in den periklinalen Zellzügen läßt sich von der Basis der Kuppe des VK. aus bis hin zu den Blattanlagen die antiklinal bleibende Richtung der Teilungswände kontinuierlich verfolgen. Nirgends finden sich periklinale Wände, die senkrecht zu den bisherigen Teilungswänden verlaufen." HELM kommt also zur Aufstellung von 2 Typen der Ausbildungsweise des primären Meristemmantels (S 359 f.): „Einerseits wurde dieser durch offenbar periklinale Wände, andererseits durch solche gebildet, die zwar schließlich eine gleiche Orientierung aufweisen, aber durch den kontinuierlichen Zusammenhang mit den antiklinalen Wänden der Region des VP. genetisch eindeutig als antiklinal erkannt wurden. Es fragt sich nun, bestehen zwischen den beiden Bildungsweisen des primären Meristemmantels nähere Zusammenhänge ... usw." Nach der Zusammenfassung (S. 363) zu schließen, „daß in sämtlichen untersuchten Fällen die Wände des dem Erstarkungswachstum des VK. zugrunde liegenden primären Meristemmantels in kontinuierlichem Zusammenhang mit den deutlich antiklinal gerichteten Teilungswänden innerhalb der Erstarkungszone des VP. stehen und sich als ebenso antiklinal gerichtet erweisen", muß man annehmen, daß HELM die Vorgänge des Erstarkungswachstums bei den übrigen Monokotylen in der gleichen Weise wie bei der Palme *Livistona* aufgefaßt hat.

b) *Livistona chinensis.* Wir hatten nun Gelegenheit, sowohl das Untersuchungsobjekt STRASBURGERS, *Washingtonia filifera,* als auch das HELMS, *Livistona chinensis.* zu studieren. Von dieser Pflanze stand mir allerdings nur ein ziemlich junges Exemplar zur Verfügung, dessen Sproßscheitel im Längsschnitt in Taf. IX 1 dargestellt ist (auf der linken Seite sind die harten Außengewebe z. T. weggeschnitten). Der primäre Meristemmantel hebt sich durch die

hellere Färbung seiner Gewebe sehr deutlich von dem älteren, in Differenzierung übergegangenen, rückwärtigen Stammabschnitt ab. Der VP. ist, verglichen mit dem bei HELM (seine Fig. 8 I) wiedergegebenen einer alten Pflanze, noch klein und zeigt einen beträchtlichen Plastochron-Formwechsel, wie ihn ähnlich SUESSENGUTH (1920, S. 50 f.) von *Trachycarpus* beschrieben hat. Er wird also im Verlauf der Entwicklung noch bedeutend erstarken. Es läßt sich hier im Detail sehr klar verfolgen, daß der primäre Meristemmantel ebenso wie bei den anderen Monokotylen angelegt wird, indem durch periklinale Wände eine Kambiumzone gebildet wird, deren Teilungen nach außen zu bald einen mächtigen Mantel meristematischen Gewebes aufbauen (Taf. IX 2). Hieran ist auch zu sehen, daß die Zellreihen steil antiklinal, d. h. fast senkrecht nach den Blattbasen zu verlaufen.

c) *Washingtonia* (*Pritchardia*) *filifera.* Bei dieser Palmenart (Taf. VIII 2) ist an einem Übersichtsbild der primäre Meristemmantel *m* auch in der Außenzone unter den Blattbasen am stärksten tätig, jedoch das gesamte Gewebe der Scheitelgrube ist noch halbmeristematisch und seine prokambialen Stränge zeichnen durch die Lage ihrer Zellkerne den Verlauf der Zellreihen des Meristemmantels ab. Hierbei ergibt sich ein Bild, das tatsächlich den Eindruck einer Verbindung der Zellreihen von der einen Hälfte der Scheitelgrube zur anderen unter dem VP. hinweg erweckt, ähnlich wie in STRASBURGERS Figur. Jedenfalls kann von einem Umbiegen periklinaler Zellreihen aus dem Bereich des VP. in den des VK. hinein nicht die Rede sein; auch hier grenzen die antiklinal verlaufenden Reihen des primären Meristemmantels in stumpfem Winkel an die Längsreihen aus dem Inneren des Korpus des VP. an (Taf. X 2, bes. bei *m*). Daß die Zellen in ihrer Gestalt den Wuchsrichtungen folgen, nimmt nicht Wunder, und es darf hier bemerkt werden, daß in diesem Bereich des Palmenstammes eine außerordentlich starke Gewebespannung herrscht.

d) *Phoenix-Arten.* An einer *Phoenix*-Art (wahrscheinlich *canariensis*) fanden wir einen massigen und breit aufgewölbten VP., dessen Histogenese sich am besten mit dem des älteren Stammes von *Livistona* bei HELM vergleichen ließe (Taf. X 1). Auch hier sieht man die Antiklinalzüge des primären Meristems fast rechtwinklig an deutliche Zellreihen im Inneren des VP. angrenzen. Daß tatsächlich mit Einziehung periklinaler Wände der primäre Meristemmantel in Erscheinung tritt, beweist der Ausschnitt aus Taf. X 1, vergrößert und spiegelbildlich wiedergegeben in Fig. 16.

In die linke Hälfte der Fig. reichen noch die periklinalen Längsreihen des Korpusinneren herein, in denen bereits periklinale Teilungen erfolgen (×). Nach rechts zu ist der Meristemmantel *m*

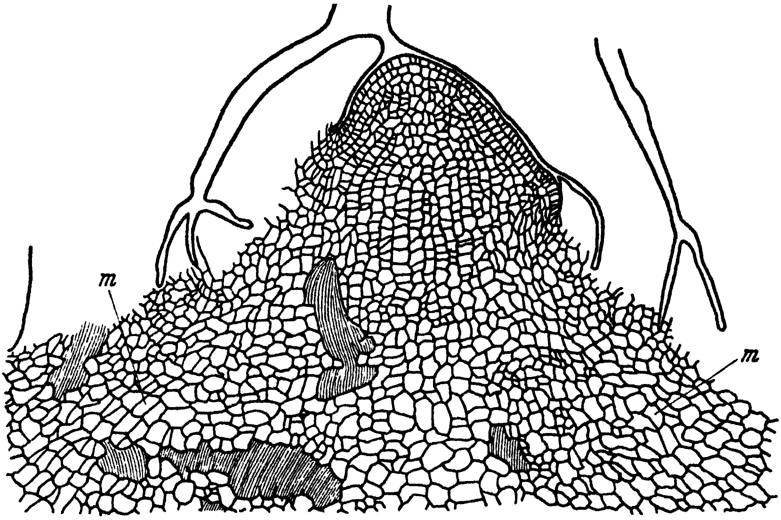


Fig. 15. *Phoenix dactylifera.* VK. einer jungeren Pflanze im Langsschnitt, die Anlegung des primären Meristemmantels (*m*) zeigend

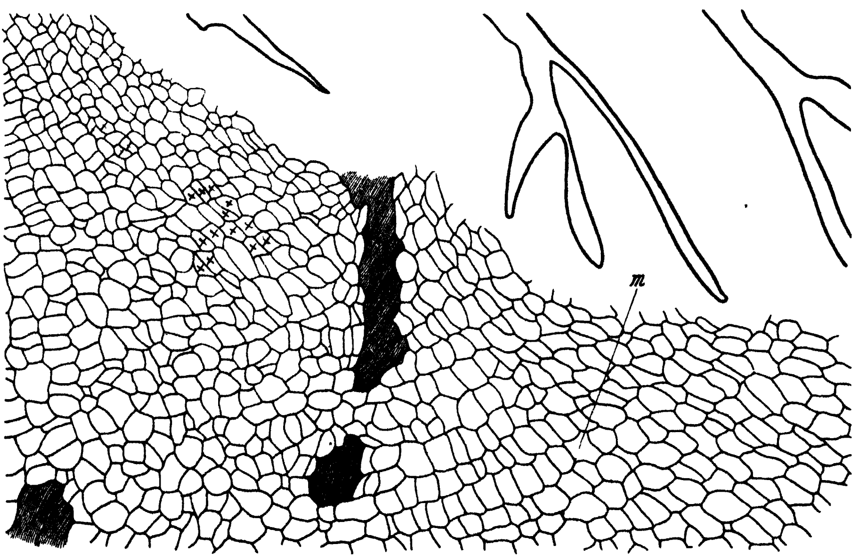


Fig. 16. ***Phoenix spec.*** Umrissener Ausschnitt aus Taf. X 1 (spiegelbildlich). Der primäre Meristemmantel (*m*) wird am Grunde des VP. durch Periklinalwandbildung angelegt (×)

in voller Tätigkeit und seine Zellen haben sich bereits erheblich gestreckt. Auch der VK. einer jüngeren Pflanze von *Phoenix dactylifera* (Fig. 15) zeigt nicht die Spur von einem Umbiegen der Längsreihen des VP. nach außen. Auch Helms Abbildungen (bes. seine Abb. 9) sprechen nicht überzeugend für seine Ansicht, worauf bereits Bachmann, Rüdiger und v. Schalscha-Ehrenfeld aufmerksam gemacht haben. Auf Grund der Untersuchung mehrerer Palmen-Sproßscheitel dürfen wir also feststellen, daß das primäre Dickenwachstum der Palmen dieselbe Histogenese aufweist wie das der übrigen untersuchten Monokotylen, daß es aber im Vergleich mit diesen die größten Ausmaße erreicht.

Näher zu untersuchen wären noch die im Lebensablauf eines Individuums erfolgende Erstarkung des VP., die Verfolgung der Kambiumzone in die rückwärtigen Sproßabschnitte (die auf unseren Schnitten der besseren Fixierung wegen weggeschnitten wurden), und besonders die genaue Verfolgung der Formveränderung der Einzelzellen unterhalb des VP., in dem Bereich der Anlegung des primären Meristemmantels. Es muß noch bemerkt werden, daß die schematischen Darstellungen des primären Dickenwachstums am Stammscheitel gewöhnlicher Monokotylen und der Palmen bei Troll (1937 a, S. 192, 1937 b, S. 29) und bei Fitting (1939, S. 98 f.), da in ihnen das Umbiegen der Wandrichtung, entsprechend Helms unzutreffender Deutung, bereits fortgelassen wurde, in dieser Form durchaus richtig sind.

Primäres Dickenwachstum ähnlicher Art bei anderen Pflanzengruppen

Bei den Farnen gibt es unter den lebenden Formen ja sehr wenige Vertreter mit sekundärem Dickenwachstum; es kommen hauptsächlich in Frage *Isoetes* und *Botrychium*. Aber *Isoetes* ist deshalb besonders interessant, weil es neben dem nicht sehr heftigen sekundären ein bedeutendes primäres Dickenwachstum besitzt (Mohl, Hofmeister 1855, Lang, West und Takeda, Liebig), wofür allein schon die sehr tiefen Scheitelgruben sprechen. Der primäre Meristemmantel besteht hier ebenfalls aus Zellzügen, deren Wandrichtung eine periklinale ist (die besten Unterlagen dafür liefern die Abb. und Mikrophotographien von Lang, 1915). Scheitelgruben sind nun auch bei vielen *Filicales* keine seltene Erscheinung. Hier erfolgt die primäre Achsenverstärkung durch ausgedehnte Periklinalteilungen in den äußeren Gewebelagen um den Sproß-

scheitel, wodurch nach außen und aufwärts gerichtete Zellreihen entstehen. Dies kann man bereits den Abbildungen HOFMEISTERS von Längsschnitten durch Sproßspitzen von *Pteris aquilina* und „*Aspidium Filix mas*“ (= *Dryopteris F. m.*) entnehmen, vgl. ferner CROSS, CHANG, JEFFREY u. a. Ein gesteigertes Wachstum in unmittelbarer Nähe des VP. nach der Peripherie zu muß ja zur Bildung von antiklinal verlaufenden Zellzügen führen, in denen sich hauptsächlich periklinale Wandbildung abspielt (vgl. auch die Darstellung bei SCHÜEPP, 1938).

Auch bei den Gymnospermen gibt es primäres Dickenwachstum in kleinem Ausmaße, das sogar zur Bildung von Scheitelgruben führt. Schon SCHACHT (1853, S. 89, Fig. 35) fand, daß die Endknospen an jungen Tannenzweigen im August in einem Becher von Knospenschuppen eingesenkt liegen, eine Bildung, die KORODY (1938, S. 34) ihrer Entwicklungsgeschichte nach geklärt hat: „Sie (die Meristemglocke) erzeugt dabei nicht nur die Knospenschuppen, sondern, da diese an den Flanken des kurzen VK. keinen Platz hätten, als Unterlage für sie zugleich auch den Ringwulst, der also nichts anderes ist, als der Rand einer sich schüsselförmig verbreiternden gestauchten Achse. Aus Abb. 7 ist auch sehr schön zu erkennen, wie dieser Ringwulst zustande kommt. An der Basis der Scheitelkuppe (des VP.) unter der Ansatzstelle der Knospenschuppen werden die Abkömmlinge der peripheren Embryonalzellen durch perikline Wände in flache Zellen zerlegt (durch Kreuzchen bezeichnet), die sich bald darauf unter starker Volumenzunahme zu schräg nach oben gerichteten Zellreihen strecken.“ Die Histogenese ist also hier dieselbe wie bei unseren Monokotylen. Bei *Ginkgo biloba*, dessen VP. erstmals exakt von FOSTER untersucht wurde (1938), ist die Achsenverbreiterung in Höhe des sehr flachen VP. ebenfalls beträchtlich und es kommen auch hier periklinale Teilungen in den Außenschichten in größerer Zahl vor. *Ginkgo* wird für einen Vergleich mit Monokotylen mit flachem VP. sehr geeignet sein.

Bei den Angiospermen könnte bei Pflanzen mit Scheitelgruben in der Rinde evtl. ebenfalls gesteigerte Gewebevermehrung durch Einziehung von Periklinalwänden stattfinden, es kann aber auch eine stärkere Ausdehnung des Markes in Frage kommen; speziellere Angaben über die cytologischen Vorgänge bei deren Erstarkungswachstum scheinen noch völlig zu fehlen (vgl. TROLL, 1937a, S. 208ff.). Auf die Möglichkeit eines ähnlichen Bildungsganges bei becherförmigen Blütenachsen hat RÜDIGER (1939, S. 421f.) hin-

gewiesen; vgl. auch LEINFELLNER (1941). Aber die Histogenese der Blütenachsen ist noch kaum untersucht (siehe FOSTER, 1939).

Ausblick auf das Verhältnis des primären Dickenwachstums bei Monokotylen zur sekundären Verdickung

Das sekundäre Dickenwachstum, wie es bei den baumförmigen Liliifloren *Dracaena, Yucca, Aloe, Cordyline* usw. vorkommt, wird in den Lehrbüchern und zusammenfassenden Darstellungen anatomisch meist genau gewürdigt. Aber die Beziehungen zu dem hier auch vorhandenen primären Dickenwachstum finden meist keine Erwähnung. So ist es nicht verwunderlich, wenn HELM (1931) Möglichkeiten für das Zustandekommen der abweichenden Verhältnisse von *Dracaena* usw. erörtert und eine Erklärung herbeigeführt sähe (S. 182) „Vor allem, wenn es gelänge, den Nachweis zu erbringen, daß die betreffenden Kambien nicht sekundäre sind, sondern aus Resten des primären Meristemringes hervorgehen." Auch 1936 kündigt HELM noch Untersuchungen über die Beziehungen zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum bei Monokotylen an. In der Literatur gibt es aber schon lange sehr brauchbare Angaben zur Beantwortung dieser Frage. Die besten eigenen Untersuchungen und Zusammenstellungen darüber finden sich bei HAUSMANN (1908), LINDINGER (1908) und PFEIFFER (1923 a), weshalb bezüglich der weiteren im Schriftenverzeichnis aufgeführten Autoren auf diese Arbeiten verwiesen sei.

HAUSMANN studierte bei *Nolina recurvata* die Verhältnisse am Stammscheitel im Bereich des primären Meristems, fand im Periblem wie Plerom lebhafte Teilungen vornehmlich durch Periklinen, wodurch sich das Meristem nach außen bewegt, und erkannte (S. 66) das Meristem als ein überall im ganzen Stamm zusammenhängendes. Er schreibt: „Die Scheidung von primärem und sekundärem Meristem ist zwar zweckmäßig, aber künstlich." Bei *Aloe dichotoma* kam LINDINGER (1908, S. 219) zu demselben Ergebnis: „Das sich unmittelbar an die urmeristematischen Teilungen im Gipfel des Vegetationsscheitels anschließende Primärmeristem ... ist ein Etagenmeristem und setzt sich ohne Unterbrechung in das ‚Sekundärmeristem' fort." Trotz der zahlreichen Arbeiten über das Vorkommen sekundären Dickenwachstums bei Monokotylen (siehe die Zusammenstellung bei PFEIFFER, 1926), gibt es sehr wenig brauchbare und heutigen Anforderungen genügende Abbildungen, besonders der Verhältnisse am VK. Verdienstvoll in dieser Hinsicht ist das alte Werk von MENEGHINI (1836), weil es auch für eine Reihe

baumartiger Liliifloren an halbierten Stämmen Scheitelgruben erkennen läßt und damit auf das primäre Dickenwachstum schließen läßt. Einzig und allein bei CARANO (1910) sind mir brauchbare zelluläre Längsschnittansichten vom VK. bei *Yucca aloifolia* begegnet. Wir haben in vorliegender Arbeit bei *Kniphofia*, *Liriope* und *Mondo* das Hervorgehen eines sekundär tätigen Verdickungsringes aus dem Kambium des primären Meristemmantels genau verfolgt und Abbildungen bzw. Mikrophotographien davon gegeben (siehe S. 316 ff. u. Taf. VII 1 u. 2). Trotzdem nunmehr grundsätzlich das Verhältnis zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum bei den Monokotylen als geklärt zu betrachten ist, sind doch eine Reihe von Einzelheiten noch zu ermitteln, bes. bei den am häufigsten genannten typischen Vertretern für das sekundäre Dickenwachstum. Auch Studien derart, wie sie KAPLAN (1937) bei 3 Monokotylen hinsichtlich der Bildung der Stele aus dem Urmeristem angestellt hat, müßten bei zahlreichen, sich verschieden verhaltenden Monokotylen vorgenommen werden. Ferner ist zu bedenken, daß wir über die histogenetischen Vorgänge bei der Bildung von Knollen unter den Monokotylen noch kaum Angaben besitzen.

Zusammenfassung

1. In einer dem Erstarkungswachstum der Palmen und anderer Monokotylen gewidmeten Arbeit hat HELM (1936) zwei verschiedene Bildungsarten des primären Meristemmantels aufgezeigt, die er einheitlich nach seinem Palmentypus zu deuten versuchte.

Durch die vorliegenden Untersuchungen wurde indessen erwiesen, daß der primäre Meristemmantel bei allen daraufhin geprüften Monokotylen, auch bei den Palmen, in übereinstimmender Weise angelegt wird.

2. Das primäre Dickenwachstum erfolgt bei den Untersuchungspflanzen (*Stratiotes*, *Typha*, *Sparganium*, *Iris*, *Allium*, *Kniphofia*, *Liriope*, *Mondo*, *Livistona*, *Washingtonia*, *Phoenix*) mit Hilfe eines zwischen den Blattbasen und dem Zentralzylinder in jeweils verschiedener Entfernung gelegenen primären Meristemmantels.

3. Dieser kommt aus den längsverlaufenden, äußeren Periklinalreihen des Korpus am Grunde des VP. durch Einziehung periklinaler Wände zustande. Durch nach rückwärts zu gesteigerte kambiale Tätigkeit entstehen ganze Zellzüge, die antiklinal und bogenförmig zu den Blattbasen hin verlaufen. Sie bewirken die oft schon auf der Höhe des VP. gewaltige Achsenverstärkung. Die

Scheitelgruben sind ein Ausdruck für diese Art der Dickenzunahme der Sprosse, daher bei den Palmen am tiefsten.

4. An den Winterknospen und Rosettenachsen von *Stratiotes aloides*, ferner an den Rhizomen von *Liriope Muscari* ist der Verlauf der Zellreihen des primären Meristemmantels und ihr Ursprung im Grunde des VP. besonders klar und eindeutig.

5. Verschiedentlich wurde innerhalb des primären Meristemmantels eine eigentliche Kambiumzone nachgewiesen (*Stratiotes, Kniphofia, Liriope, Mondo, Palmae*); bei *Stratiotes* tritt sie auf dem Querschnitt bereits dicht unter dem VP. als Kambiumring markant in Erscheinung.

6. Meist stellt die Kambiumzone innerhalb des primären Meristemmantels in geringer Entfernung vom VP., wenn die Achse ihre definitive Dicke fast erreicht hat, ihre Tätigkeit ein. In der Verlängerung dieser Zone findet man vielfach Endodermis und Perizykel auftreten, Zusammenhänge, worüber eingehende Untersuchungen erwünscht wären.

7. Bei *Stratiotes* werden die sproßbürtigen Wurzeln im Kambiumring dicht unter dem VP. angelegt.

8. Bei *Kniphofia, Liriope* und *Mondo* bleibt die Kambiumzone des primären Meristemmantels in den rückwärtigen Sproßteilen zwischen ausdifferenziertem Rinden- und Zentralzylinder-Gewebe erhalten und liefert in monokotylischer Weise, hauptsächlich nach innen, spärlichen sekundären Zuwachs. Es besteht also keine Kluft zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum, sondern beide Wachstumsarten erfolgen durch ein- und dasselbe Kambium, das aus dem Urmeristem des VP. herstammt.

9. Für den Übergang des Bereiches primärer Achsenverstärkung in die sekundäre, wurden zum erstenmal an größeren Ausschnitten von Sproßlängsschnitten zelluläre Abbildungen gegeben (bei *Kniphofia, Liriope* und *Mondo*).

10. Ein primäres Dickenwachstum ähnlicher Art wie bei den Monokotylen, d. h. unter Gewebevermehrung in den äußeren Schichten des Sproßscheitels durch Bildung von Periklinen, trifft man auch bei Pteridophyten und Gymnospermen an; bei Angiospermen ist noch kaum etwas darüber bekannt.

Literaturverzeichnis

R. S. Adamson, Preliminary note on secondary growth in some Iridaceae. Nature **114** (1924) 262. — Agnes Arber, On root development in Stratiotes aloides L. with special reference to the occurence of Amitosis in an embryonic

tissue. Proc. Cambridge Phil. Soc. **17** (1914) 369. — Dies., Monocotyledons. Cambridge 1925. — BACHMANN, Besprechung von J. HELM, „Das Erstarkungswachstum der Palmen usw." Botan, Centralbl. N. F. **30** (1937) 3. — M. J. BARANETZKY, Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones. Ann. Sci. natur., sér. 8, **8** (1897) 311. — GR. BARKLEY, Secondary Stelar Structures of Yucca. Botan. Gaz. **78** (1924) 433. — A. DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Handb. Physiol. Bot., hrsgeg. v. W. HOFMEISTER, Bd. 3, Leipzig 1877. — A. BERGER, Liliaceae — Asphodeloideae — Aloineae. A. ENGLER, Das Pflanzenreich IV, 38, III, 11 (33. Heft), Leipzig 1908. — BUCHERER, Referat von C. QUEVA, Thése, Lille 1894 (siehe unter: QUEVA!). Bot. Centralbl. **61** (1895) 401. — J. BUDER, Der Bau des phanerogamen Sproßvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie. Ber. Deutsch. Bot Ges. **46** (1928) (20)—(21). — E. CARANO, Su le formazioni secondarie nel caule delle Monocotiledoni. Ann. di Bot. **8** (1910) 1—42. — CH. J. CHAMBERLAIN, Growth rings in an Monocotyl. Botan. Gaz. **72** (1921) 293. — C. Y. CHANG, Origin and development of tissues in rhizome of Pteris aquilina. Botan. Gaz. **83** (1927) 288. — G.-A. CHATIN, Anatomie comparée des végétaux. Plantes aquatices. Monocotylédones. Paris 1862. — G. L. CROSS, Meristem in Osmunda cinnamomea. Botan. Gaz. **91** (1931) 65. — TH. ECKARDT, Über zweizählige Wirtelstellungen bei den Monokotylen und die Bedeutung der Symmetrieverhältnisse für ihr Verständnis. Botan. Arch. **42** (1941) 44. — R. EUKER, Zum Leitbündelverlaufe von Convallaria majalis L. Ber. d Botan. Ges. **24** (1906) 330. — P FALKENBERG, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart 1876. — H. FITTING, Allgemeine Botanik 1 Abt. Morphologie. In: FITTING-SIERP-HARDER-FIRBAS, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 20. Aufl. Jena 1939. — A. S. FOSTER, Leaf Differentiation in Angiosperms. The Botan Review **2** (1936) 349. — Ders., Problems of Structure, Growth and Evolution in the Shoot Apex of Seed Plants. The Botan. Review **5** (1939) 454. — H GLÜCK, Biologische und morphologische Untersuchungen uber Wasser- und Sumpfgewächse. Teil 2. Jena (1906) 89—93. — P GRAEBNER und O. KIRCHNER, Hydrocharitaceae. In: KIRCHNER-LOEW-SCHRÖTER. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd I, Abt. 1 (Stuttgart 1908) 697 ff. — A. GUILLAUD, Récherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones. Ann. des Sci. natur., sér. 6, **5** (1878) 5. — G. HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie 6 Aufl. Leipzig 1924, 610 f. und 643 ff. — E. HAUSEN, Über Morphologie und Anatomie der Aloineen. Verh. Bot. Ver. Brandenburg **42** (1900) 1—52. — E. HAUSMANN, Anatomische Untersuchungen an Nolina recurvata Hemsl. Beih. Bot. Centralbl. **23**, 2. Abt. (1908) 43 — G. HEGI, Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. 1 (2. Aufl.) München 1935. — J. HELM, Untersuchung über die Differenzierung der Sproßscheitelmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambiums. Planta **15** (1931) 105. — Ders., Das Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen überhaupt. Planta **26** (1936) 319—364. — W. HOFMEISTER, Die Entwicklungsgesichte der Isoetes lacustris. (Beitr. zur Kenntnis d. Gefäßkryptogamen I.) Abhandl. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. **4** (1855) 121. — Ders., Über Entwicklung und Bau der Vegetationsorgane der Farnkräuter. (Beitr. z. Kenntnis d. Gefäßkryptogamen II) Abh. Kgl. Säch. Ges. Wiss. **5** (1857) 601. — TH. IRMISCH, Zur Morphologie der mono-

kotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — E. C. JEFFREY, Structure and development of the stem in Pteridophyts and Gymnosperms. Philos. Trans. Roy. Soc. London ser. B, vol. **195** (1901) 119. — L. JOST und (W. ROTHERT †), Gewebe der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw. (2. Aufl.) Bd. 5. Jena 1934. — R. KAPLAN, Über die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. Planta **27** (1937) 224. — H. KARSTEN, Die Vegetationsorgane der Palmen. Schrift. Kgl. Akad. Wiss. Berlin (1847) 1. — ELISABETH KORODY, Studien am Sproß-Vegetationspunkt von Abies concolor, Picea excelsa u. Pinus montana. Beitr. z. Biol d. Pfl. **25** (1938) 23—59. — W. H. LANG, Studies in the Morphology of Isoetes. I. The General Morphology of the Stock of Isoetes lacustris. II. The Analysis of the Stele of the Shoot of Isoetes lacustris in the light of Mature Structure and Apical Development. Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Soc. **59** (1915) Nr. 3, 1—28; Nr. 8, 29—56. — W. LEINFELLNER, Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich. Botan. Arch. **42** (1941) 1. — JOHANNA LIEBIG, Ergänzungen zur Entwicklungsgeschichte von Isoetes lacustre L Flora **125** (1931) 321. — W. LIMPRICHT, Beitrag zur Kenntnis der Taccaceen. Dissert. Breslau 1902. — L LINDINGER, Über den morphologischen Wert der an Wurzeln entstehenden Knollen einiger Dioscorea-Arten. B. B. C. **21**, 1 Abt. (1907) 311. — Ders., Die Struktur von Aloe dichotoma. Beih. Bot. Centralbl **24**, 1. Abt (1908) 211. — Ders., Jahresringe bei den Monokotylen der Drachenbaumform. Naturw. Wochenschrift (Jena) **24** (1909) 491 — Ders., Vorläufige Mitteilung über einige Ergebnisse meiner zweiten Kanarenreise. Botan. Arch. **4** (1923) 263 — HEDWIG LOVÉN, Om Utvecklingen af de sekundära Kärlknippena hos Dracaena och Yucca. Bihang Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar **13** (1887) Nr. 3. - L. MANGIN, Origine et insertion des racines adventives Ann. Sc. nat., Botan., 6. sér., **14** (1882) 216. — O MARKFELDT, Über das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes oder Zweiges. Flora **68** (1885) 33. — C FR. PH. MARTIUS, De Palmarum Formatione. In: C. FR. PH MARTIUS, Historia Naturalis Palmarum, vol I: De Palmis generatim, Kap. 3 Mit Taf. R—Z (ZI—ZXXIII). — G. MENEGHINI, Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotiledoni. Padova 1836 — F J MEYER, Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Beih Botan Centralbl. **33**, Abt. I (1917) 129. — Ders., Bau und Ontogenie der Wasserleitungsbahnen und der an diese angeschlossenen Siebteile in den vegetativen Achsen der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen Progressus rei botanicae **5** (1917 b) 521. — Ders., Typhaceae-Sparganiaceae. In: H. SOLEREDER und F. J. MEYER, Systematische Anatomie der Monokotyledonen, Heft 1, Berlin 1933. — A. MILLARDET, Sur l'Anatomie et le Développement du Corps Ligneux dans les genres Yucca et Dracaena. Mém. Soc. Imp. des Sc. Natur. Cherbourg **11** (= 2. sér., I) (1865) 329—352. — M MÖBIUS, Geschichte der Botanik. Jena 1937, S. 219—221. — H. MOHL, De Palmarum Structura. In: C. FR. PH. MARTIUS, Historia Naturalis Palmarum, vol. I: De Palmis generatim, Kap. 1, S. I—LII. Mit Tafeln A—Qu. (155 Einzelfiguren). München 1831. — H. v. MOHL, Über den Bau des Palmenstammes. Verm-Schriften botan. Inhalts, S. 129. Tübingen 1845. — Ders., Über die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältnis zum Dickenwachstum desselben. Botan. Ztg. **16** (1858) 185. — C. NÄGELI, Das Wachstum des Stammes

und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. Beitr. z. Wiss. Botan. 1. Heft. Leipzig 1858. — E. F. NOLTE, Botanische Bemerkungen über Stratiotes und Sagittaria. Kopenhagen 1825. — O. G. PETERSEN, Bemaerkninger om den monokotyledone Staengels Tykkelsevaext og anatomiske Regioner. Botan. Tidsskrift **18** (1893) 112. — H. PFEIFFER, Beiträge zur Kenntnis der anormalen Zuwachserscheinungen bei Liliaceen. Botan. Arch **3** (1923 a) 129. — Ders., Histologische Untersuchungen an den Stämmchen von Lagenocarpus Dracaenula Pfeiff. und den Knollstöcken anderer Sclerieen Bot. Arch. **4** (1923 b) 147—153. — Ders., Das Abnorme Dickenwachstum. LINSBAUER, Handb. der Pflanzenanatomie, Bd. IX. Berlin 1926. — O. PORSCH, Dickenwachstum. Artikel aus C. K. SCHNEIDERs Illustr. Handwörterbuch der Botanik 2. Aufl. Leipzig (1917) 169. — O. POSTHUMUS, On some Principles of Stelar Morphology Rec. trav. bot. Néerl. **21** (1924) 111. — V. A. POULSEN, Bemaerkninger om Tonina fluviatilis Aubl. Botan Tidsskrift **18** (1893) 279 — C. QUEVA, Récherches sur l'Anatomie de l'Appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Thèse. Lille 1894. — Ders, Contributions à l'anatomie des Monocotylédonées II Les Uvulariées rhizomateuses. Beih Bot. Centrbl **22**, 2. Abt. (1907) 30. - P. ROSELER, Das Dickenwachstum und die Entwicklungsgeschichte der sekundären Gefäßbundel bei den baumartigen Lilien. Jb. wiss. Bot. **20** (1889) 292 — W. ROTHERT, Vergleichend anatomische Untersuchungen uber die Differenzen im prim Bau der Stengel und Rhizome krautiger Pflanzen Referat dieser Dissertation· Botan. Centrbl. **23** (1885) 71. — Ders und L JOST. Gewebe der Pflanzen. Artikel aus „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (2 Aufl.) Bd. V. Jena (1934) 1—139. — W. RÜDIGER, Die Sproßvegetationspunkte einiger Monokotylen Beitr. z. Biol d. Pfl. **26** (1939) 401—443 — JUL SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4 Aufl Leipzig 1874 — C SANIO, Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Botan. Ztg **21** (1863) 86. — H. SCHACHT. Der Baum Berlin 1853 — Ders, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin, I Teil 1856, II. Teil 1859 — MARIA V. SCHALSCHA-EHRENFELD. Sproßvegetationspunkt und Blattanlage bei einigen monokotylen Wasserpflanzen (Potamogeton crispus. Heteranthera dubia. Typha angustifolia). Planta **31** (1941) 448—477. — P SCHENCKE. Über Stratiotes aloides zur Familie der Hydrocharideen gehörig. Dissert Erlangen 1893 — A SCHMIDT, Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot. Arch. **8** (1924) 345 — J C SCHOUTE. Über Zellverteilungsvorgänge im Kambium. Verh Kkl. Akad. Wetensch. Amsterdam, 2. Sekt., IX, Nr. 4 (1902) — Ders., Die Stelär-Theorie. Jena 1903 a. — Ders., Die Stammesbildung der Monokotylen. Flora **92** (1903 b) 32 — Ders., Die Verästelung von Pandanus Ann. Jard Botan Buitenzorg, 2. sér **5** (1906) 73. — Ders., Über die Verdickungsweise des Stammes von Pandanus Ann Jard Botan. Buitenzorg, 2. sér. **6** (1907) 115 — Ders., Über das Dickenwachstum der Palmen. Ann. Jard. Botan. Buitenzorg, 2 sér **11** (1912) 1 — O. SCHÜEPP, Meristeme Handb. der Pflanzenanatomie Bd. IV Berlin 1926 — Ders, Über periodische Formbildung bei Pflanzen Biolog Reviews **13** (1938) 59. — D. H SCOTT und G. BREBNER, On the Secondary Tissues in Certain Monocotyledons. Ann. Bot. **7** (1893) 21. — H. SOLEREDER und F. J. MEYER, Systematische Anatomie der Monokotyledonen Heft III (Principes-Synanthae-Spathifloae) Berlin 1928. — E. STRASBURGER, Über Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen (= „Saftbibel") Histol. Beitr. III. Jena 1891. — Ders., Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. Jb. wiss Bot. **34** (1906)

580. — K. SUESSENGUTH, Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. Beih. Bot. Centrbl. **38**, Abt. II (1920) 1—79. — W. TROLL, Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd. Teil 1. Berlin 1937 a. 189. — Ders., Primäres Dickenwachstum. In „Fortschr. d. Bot." **6** (1937 b) 29. — F. UNGER, Über den Bau und das Wachstum des Dikotyledonenstammes. Petersburg 1840. — FR. WEBER, Theorie der Meristembildung. Naturwissensch. **12** (1924) 289. — C. WEST und H. TAKEDA, On Isoetes japonica A. Br. Transact. Linn. Soc. London, 2. Ser., Botany, 8 (1915) 333 — WOSSIDLO, Über Wachstum und Struktur der Drachenbäume. Jahresber. Realschule am Zwinger zu Breslau 1868. — W. A. ZIMMERMANN, Histologische Studien am Vegetationspunkt von Hypericum uralum. Jb. wiss. Bot. **68** (1928) 289. — F ZWEIGELT, Vergleichende Anatomie der Asparagoideae, Ophiopogonoideae, Aletroideae, Luzuriagoideae, Smilacoideae nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Ophiopogonoideae und Dracaenoideae. Denkschr Akad. d Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. **88** (1912) 397.

Erläuterung zu den Tafeln

Tafel I: Längsschnitte durch ausgewachsene Winterknospen von *Stratiotes aloides*. *W* Stück einer sproßbürtigen Wurzelanlage, *T* vorgebildete Trennungsschicht zwischen dem Ausläuferstiel und der Winterknospe.
1: Transversaler Längsschnitt.
2: Medianer Längsschnitt.

Tafel II: *Stratiotes aloides*.
1: Längsschnitt durch eine ausgewachsene Rosettenachse, Ausschnitt aus dem Inneren.
2: Vergrößerter Ausschnitt aus dem Bereich des VK. einer erwachsenen Winterknospe (transversaler Längsschnitt).
K Kambiumzone innerhalb des primären Meristemmantels.
W Herd für die Neubildung einer Wurzel.

Tafel III: *Stratiotes aloides*.
1: Transversaler Längsschnitt durch eine sehr junge Winterknospe (von 1 mm Durchmesser an der breitesten Stelle). *Z* Zentralzylinder mit Bündelgewirr. *R* Rindenparenchym, weitere Beschriftung wie Taf. II.
2: Querschnitt durch eine ausgewachsene Winterknospe, etwas unterhalb der tiefsten Einsenkung der Scheitelgrube. *M* primärer Meristemring, weitere Beschriftung wie Fig. 1.

Tafel IV: *Typha latifolia*.
1: Medianer Längsschnitt des Haupt-VP. Blätter ihrer Entstehungsfolge nach beziffert (*1*—*4*), ihre Achselknospen mit A_1—A_4, *m* primärer Meristemmantel
2: Medianer Längsschnitt eines in der Achsel des zehnten Blattes gelegenen Seitensprosses, somit zwischen den Basen der Blätter *10* und *8* gelegen. *m* Meristemmantel des Hauptsprosses, m_a der der Achselknospe Beachte auch das kräftige mediane Leitbündel von Blatt *10*.

Tafel V:
1: Medianer Längsschnitt durch das Ende des Rhizoms von *Typha latifolia*.
2: Ebensolcher Längsschnitt von *Sparganium ramosum*. *s* dunkler gefärbte Zellschicht am Grunde der Achselknospen, die bei deren Weiterentwicklung auf die Seite gedrängt wird
3: Medianer Längsschnitt durch den Haupt-VP. von *Sparganium ramosum*. Beschriftung wie Taf. IV.

Tafel VI:
1: Transversaler Längsschnitt durch die Sproßspitze von *Iris germanica*, der die Blätter *1*—*4* ihrer Mediane nach trifft. Mit Pfeil wird auf die stärker entwickelten Achselknospen der Blätter *3* und *4* hingewiesen, sonst wie vor.
2: Medianer Längsschnitt durch eine halbe Zwiebelscheibe von *Allium Cepa*. Blätter der Entstehungfolge nach beziffert (*2*, *3*, *4*—*12*). Sonst wie vor.

Tafel VII:

1: Längsschnitt durch das Rhizomende von *Kniphofia Uvaria* (Hälfte). *m* primärer Meristemmantel, dessen eigentliche Kambiumzone in größerer Entfernung vom VP. als Kambium- oder Verdickungsring *k* in Erscheinung tritt und noch weiter teilungstätig ist.

2: Hälfte des medianen Längsschnittes durch das Triebende von *Liriope Muscari*. Bez. wie in Fig. 1.

Tafel VIII:

1: Medianer Längsschnitt durch das aufgerichtete Ende des Rhizoms von *Liriope Muscari*. Die antiklinalen, vom primären Meristemmantel *m* gebildeten Zellenzüge treten sehr klar hervor, beachte ferner die Scheitelgrube.

2: Innere Partie eines Längsschnittes durch den Stammscheitel von *Washingtonia* (*Pritchardia*) *filifera*. Im Grunde einer tiefen Scheitelgrube liegt der kleine VP.. *m* hauptsächliche Teilungszone des primären Meristemmantels.

Tafel IX: *Livistona chinensis*.

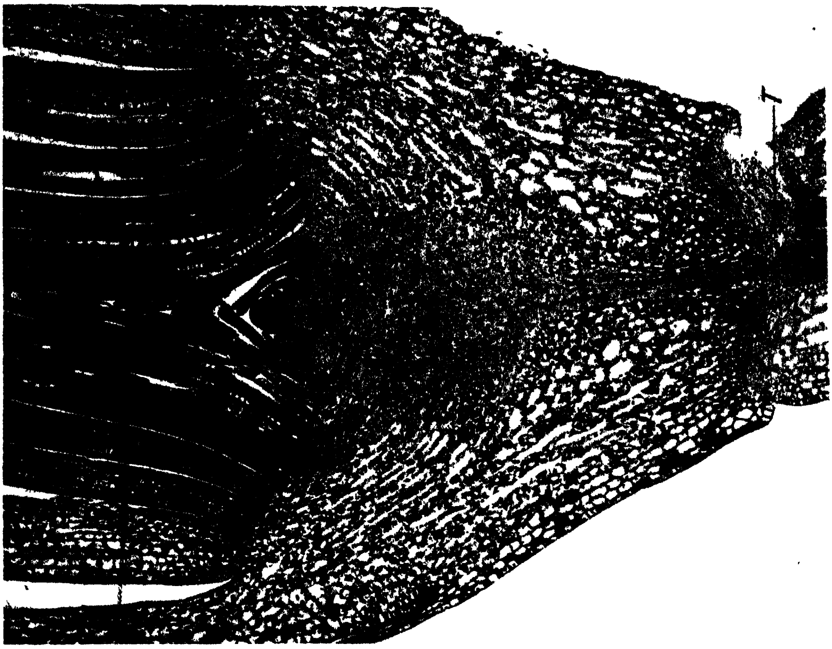
1: Längsschnitt durch das Sproßende einer verhältnismäßig jungen Pflanze.

2: Der in Fig. 1 umrissene Ausschnitt aus dem primären Meristemmantel bei stärkerer Vergrößerung.

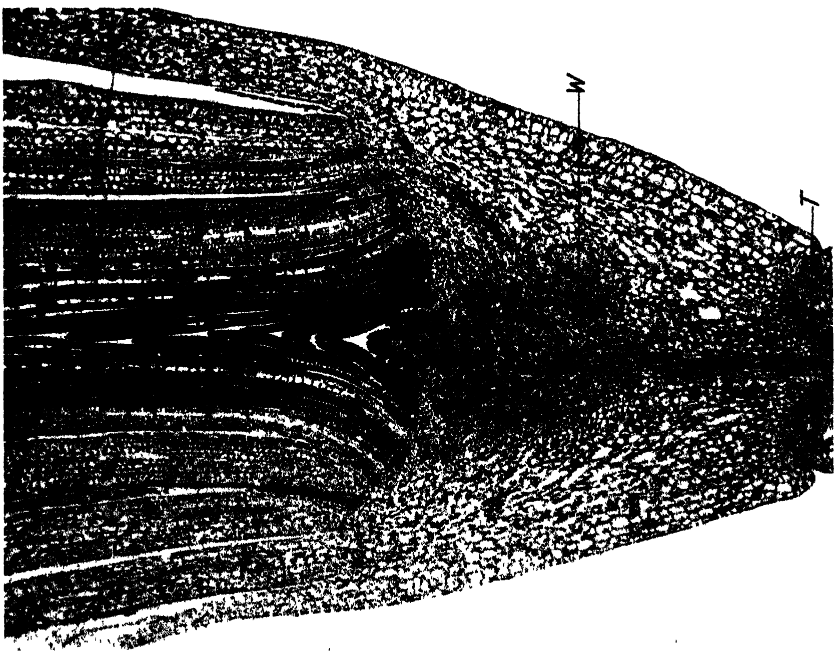
Tafel X:

1: *Phoenix spec.* Langsschnitt durch den Stammscheitel einer älteren Pflanze. Der umrissene Ausschnitt ist in Fig. 16 vergrößert wiedergegeben

2: *Washingtonia* (*Pritchardia*) *filifera*. Längsschnitt durch den innersten Bereich des VK.

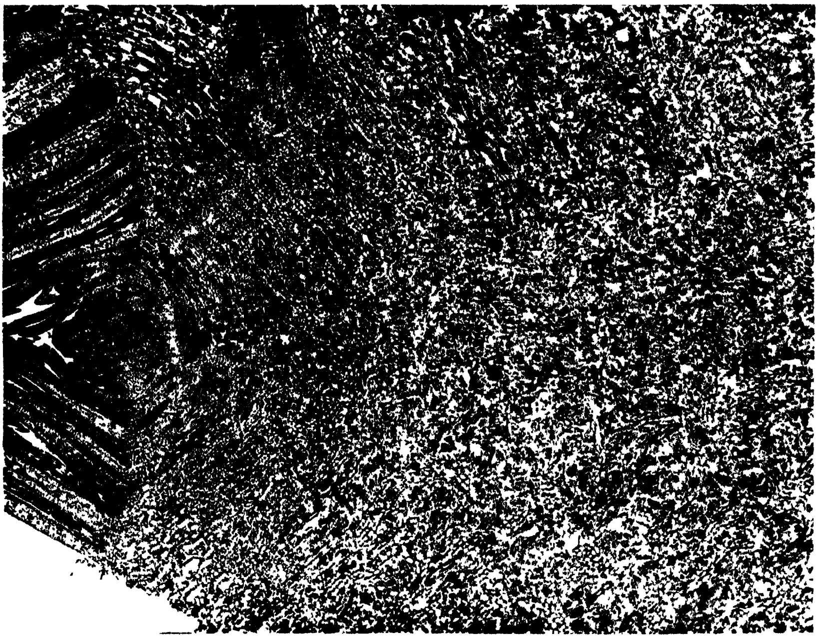


1

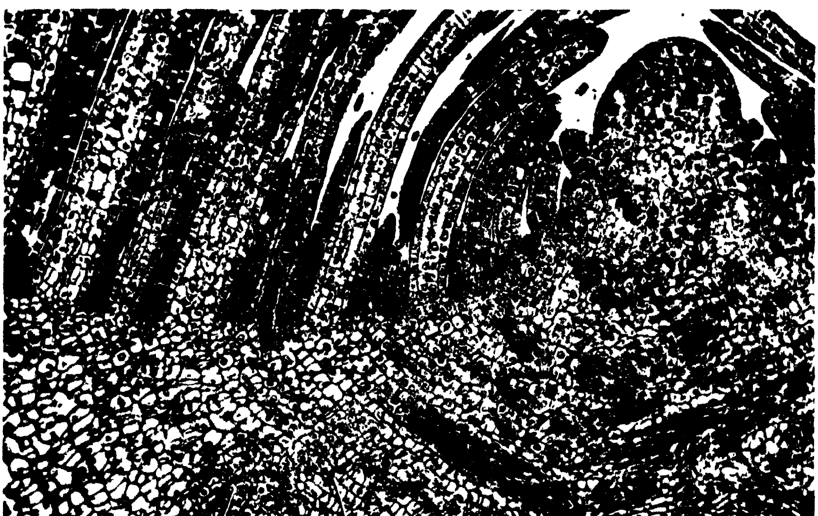


2

Eckardt Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig



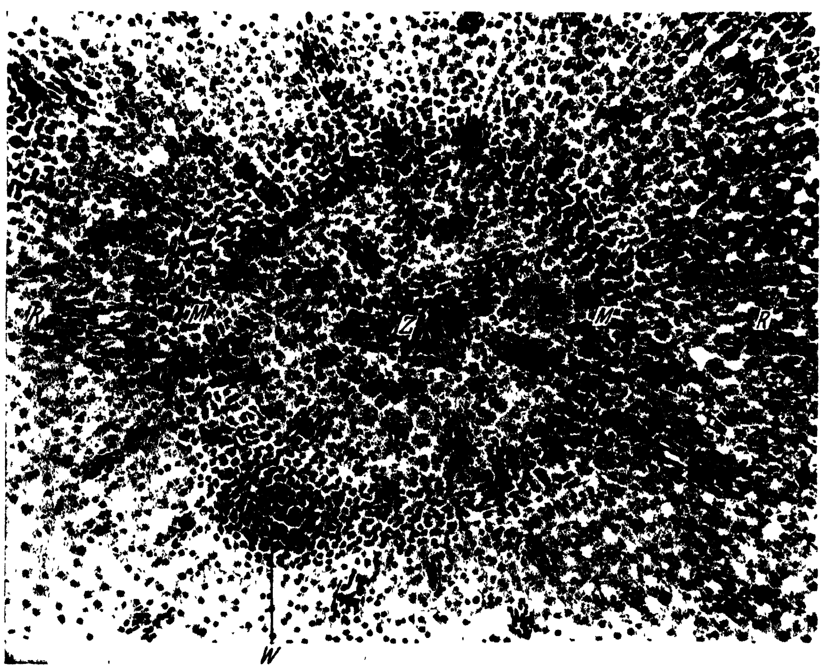
1



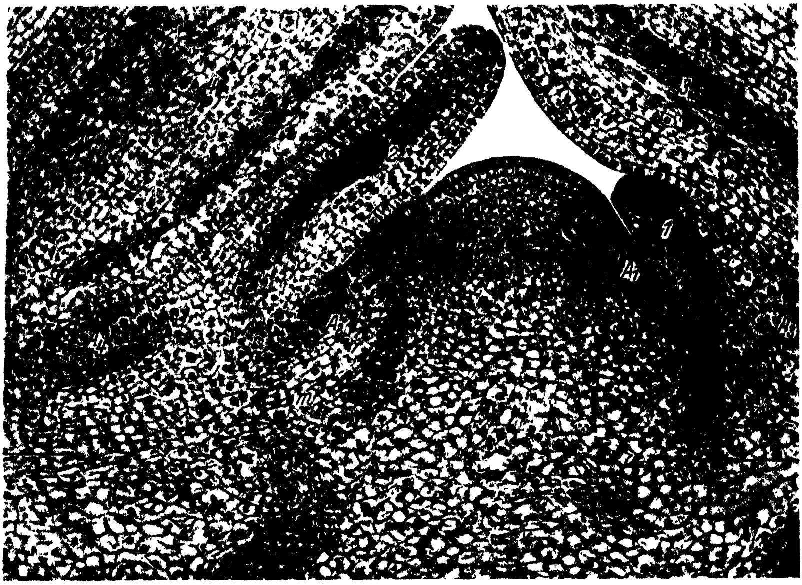
2



1



2



1



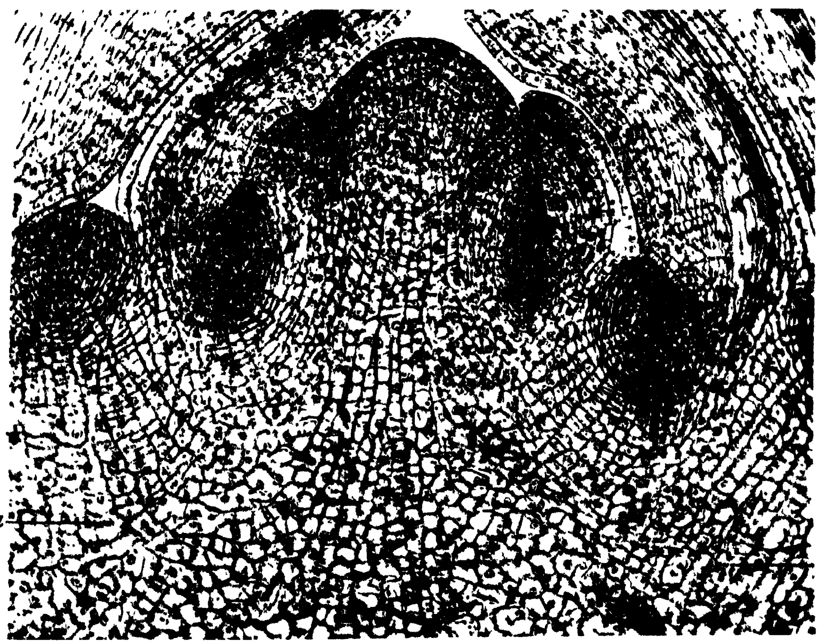
2



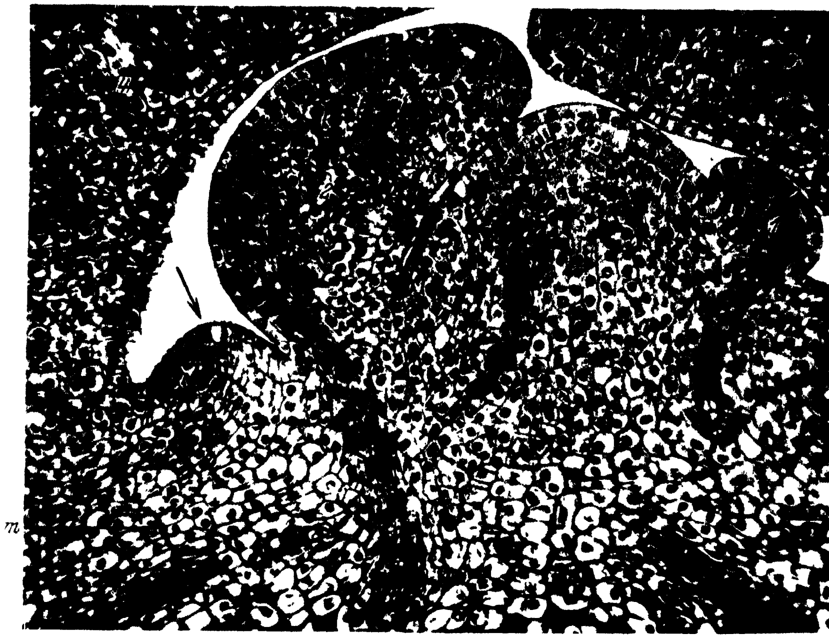
1



2



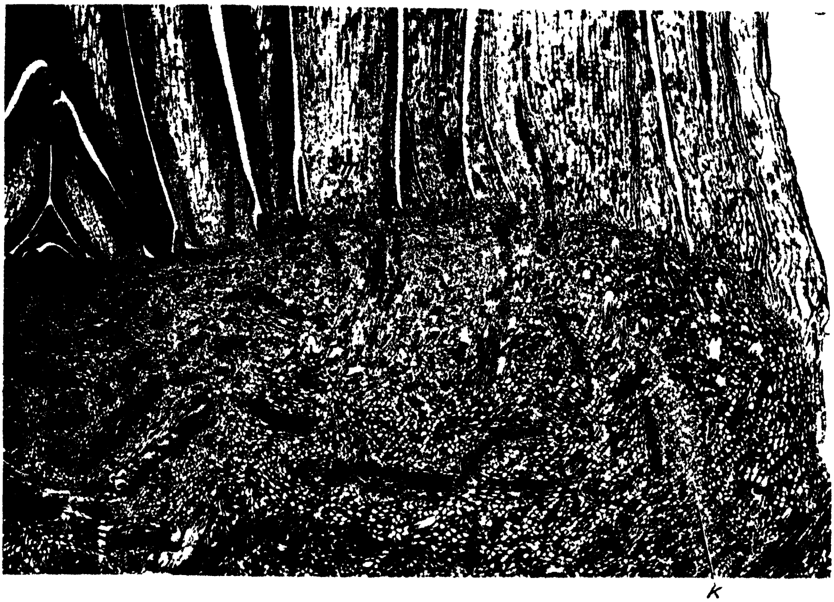
3



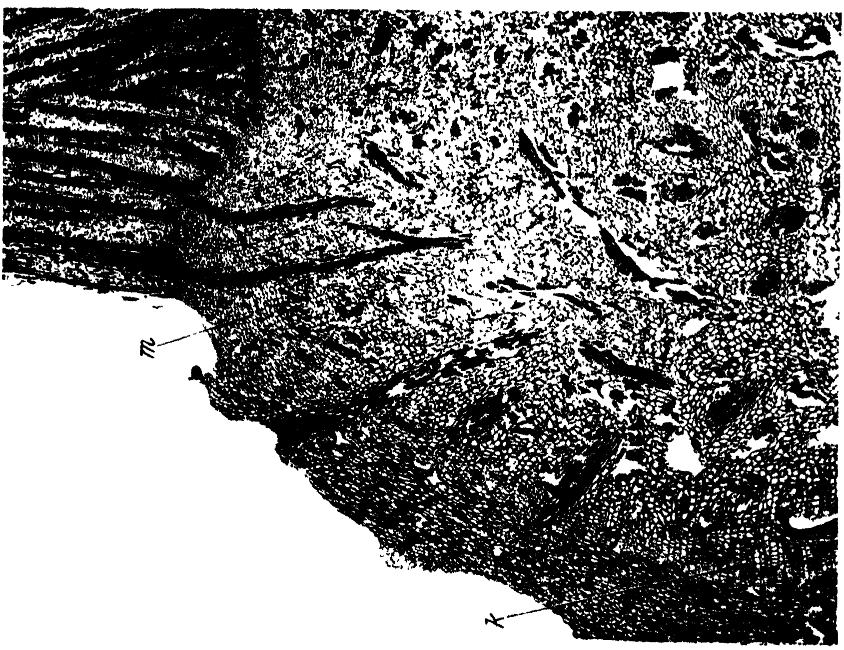
1



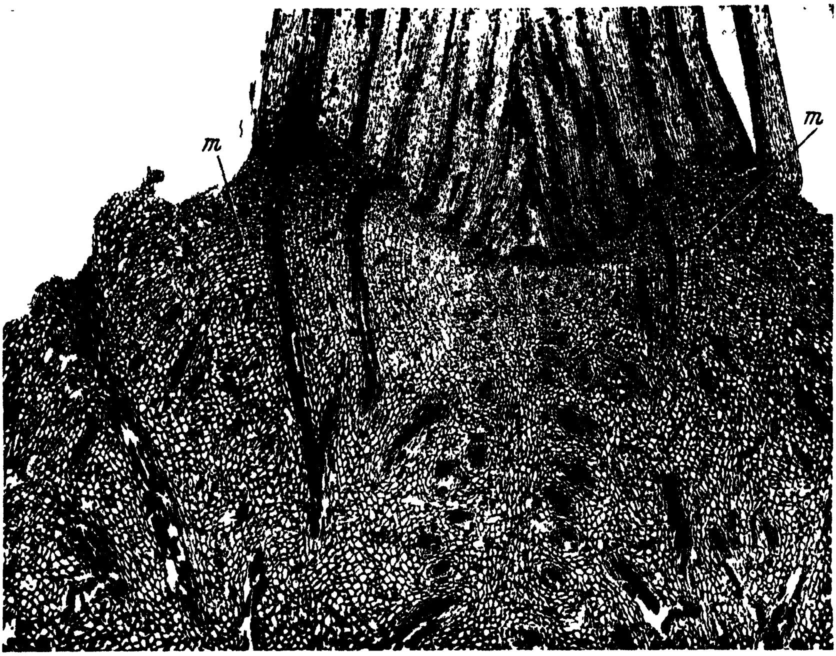
2



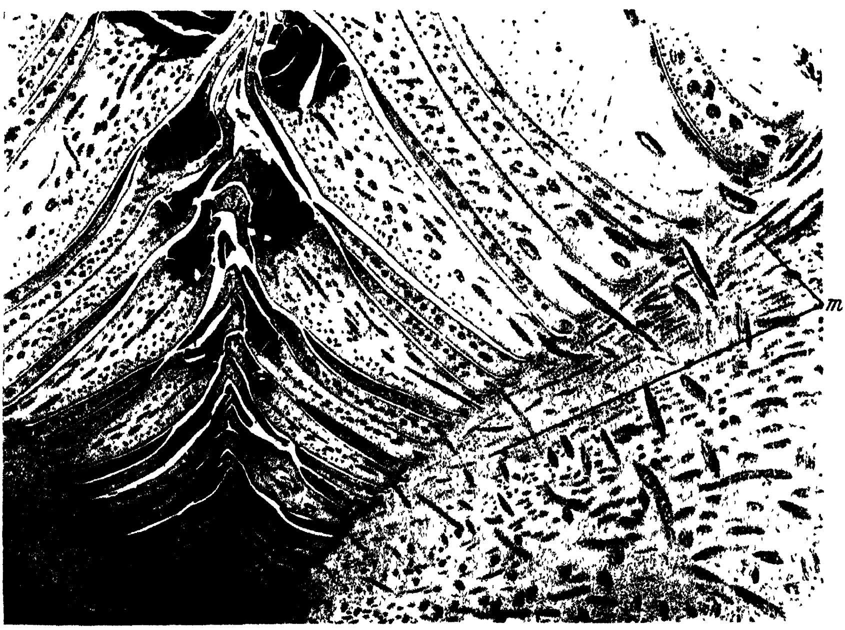
1



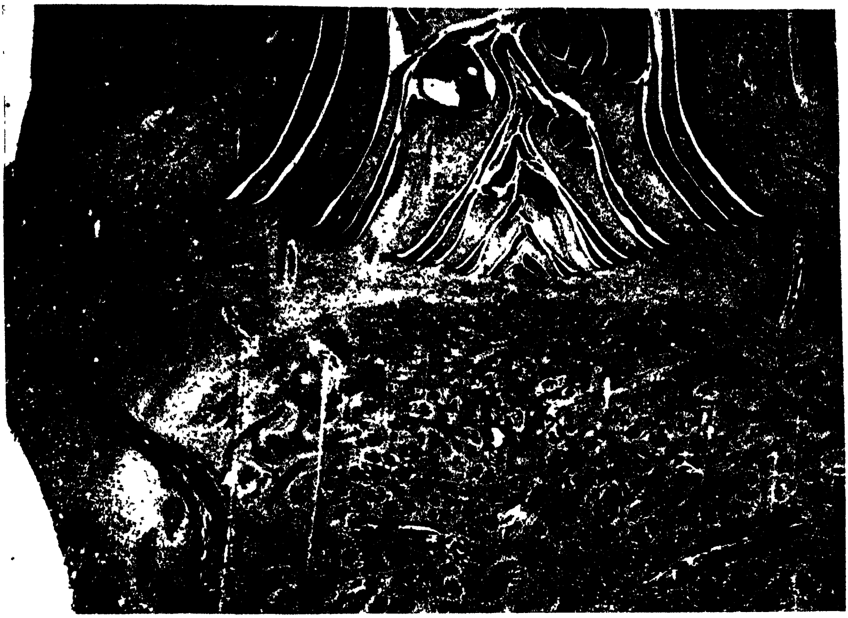
2



1



2



1

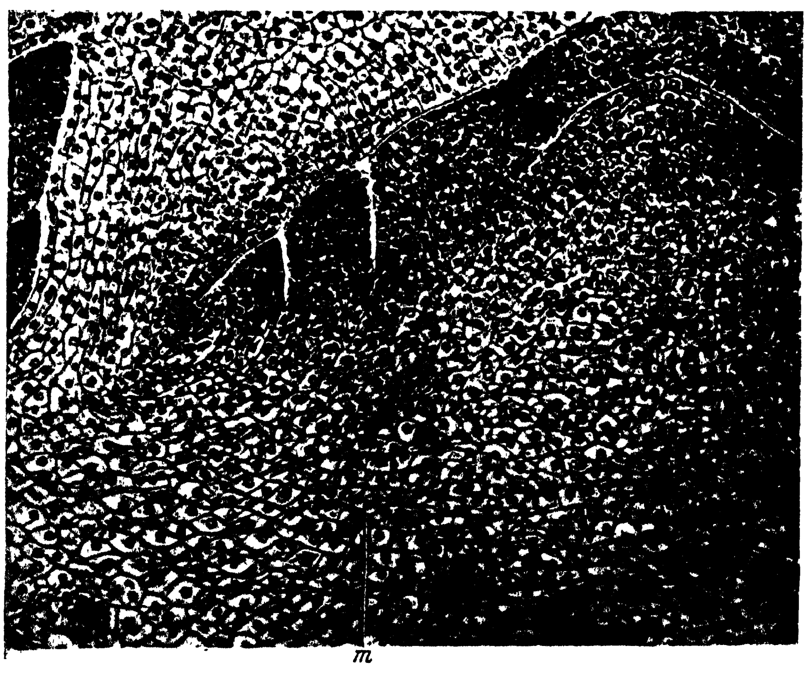


2

Eckardt Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig



1



2

Monographische Studie über Teucrium Sect. Chamaedrys

Von K. H. RECHINGER fil.

Mit 12 Textabbildungen und 4 Tafeln

Inhaltsübersicht

Einleitung

Der Formenkreis des *T. Chamaedrys* war mir schon seit vielen Jahren während meiner Exkursionen und Reisen immer wieder durch seine Vielgestaltigkeit aufgefallen. Mehrere Umstände sind es, die meinen längst gehegten Plan, diese verwickelte, aber reizvolle Pflanzengruppe zum Gegenstand einer monographischen Studie zu machen, zum Reifen brachten. Im Kopet-Dagh, im nordöstlichen Iran, stieß ich auf Exemplare dieser Verwandtschaft, die von allen mir aus Europa bekannt gewordenen stark abwichen. Bei der Bearbeitung der zweiten kurdischen Ausbeute des schwedischen Geographen Prof. JOHN FRÖDIN kamen mir wiederum Exemplare desselben Formenkreises in die Hände, die in ganz anderer Richtung vom Durchschnitt des in Europa schon sehr vielgestaltigen *T. Chamaedrys* abwichen. Endlich fand ich bei Zusammenstellung der Gattung *Teucrium* für meine „Flora Aegaea", daß selbst in diesem verhältnismäßig engem, nur die südlichsten vorgeschobenen Posten

des *T. Chamaedrys* an isolierten Gebirgsstandorten beherbergenden Gebiet die Variabilität noch sehr bedeutend ist und daß die Darstellungen in den neueren Florenwerken zu ihrer Erfassung nicht ausreichen. Durchsicht der Literatur ergab, daß sich verschiedentlich, so besonders in den Arbeiten von Čelakovsky aus älterer, in denen von Bornmüller und von F. Hermann aus neuerer Zeit die ersten Ansätze zu einer natürlichen Gliederung dieses Formenkreises zeigen. — Ich konnte nun, dank dem Entgegenkommen der Verwalter bezw. Besitzer ein trotz der Zeitumstände verhältnismäßig reichhaltiges Herbarmaterial entlehnen und untersuchen. Bald beschloß ich, meine Untersuchungen auf die ganze Sektion *Chamaedrys* auszudehnen, um über die Beziehungen der in ihren Extremen voneinander so überaus weit abweichenden Rassen des *T. Chamaedrys* zu den nächst verwandten Arten Klarheit zu erlangen. Als Grundlage hierfür genügte im allgemeinen das in den Wiener Sammlungen und im Herbar Hausknecht, Weimar, aufbewahrte Material, sowie einzelne Originalexemplare aus den übrigen unten genannten Sammlungen. Es zeigte sich nämlich, daß die übrigen Arten der Sektion mit Ausnahme von *T. divaricatum*, das erst kürzlich eine ausführliche Behandlung durch Bornmüller erfahren hat, und von *T. flavum*, viel weniger kritisch, zumeist sogar monotypisch sind. Hingegen bietet die Gruppierung der Arten bei der Isoliertheit der einen und der Mannigfaltigkeit der Beziehungen der anderen gewisse Schwierigkeiten. — Zwei Arten sind mir bisher nur aus der Literatur bekannt geworden; auch die Aufklärung einiger alter zweifelhafter Arten bleibt Zeiten vorbehalten, die einen Literatur- und Herbaraustausch mit dem Ausland möglich machen.

Für Literaturauskünfte bzw. Übersetzungen danke ich verbindlichst den Herren Prof. Dr. L. Diels, Berlin-Dahlem, Dr. F. Petrak, Wien, Dr. J. Scheffer, Tyrnau, Dr. G. Širjaev, Brünn. Die Herstellung der Zeichnungen besorgte meine Frau, Dr. Frida Rechinger, die der Lichtbilder Herr Fritz Sorgo.

Benutzte Herbarien

B	=	Botanisches Museum, Berlin-Dahlem.
Bo	=	Prof. J. Bornmüller, Weimar.
H	=	Herbarium Haussknecht, Weimar.
Ha	=	Herbarium Halácsy, Naturhistorisches Museum, Wien.
Herm	=	Landgerichtsrat F. Hermann, Bernburg.
K	=	Herbarium Kerner, Botanisches Institut der Universität, Wien
MBr	=	Landesmuseum Brünn (enthält die Herbarien Freyn und Formánek).

MPr = Tschechisches Nationalmuseum, Prag[1]).
MW = Naturhistorisches Museum, Wien.
R = Dr. K. RECHINGER sen., Wien.
UBr = Botanisches Institut der tschechischen Universität, Brünn.
UW = Botanisches Institut der Universität, Wien.

Sect. ***Chamaedrys*** (MOENCH) BENTH. Lab. gen. et sp. BRIQ. Nat. Pflfam. IV. 3 a (1897) 212.

Verticillastra 2-6-flora, remota vel rarius approximata, in inflorescentias terminales dorsiventrales racemosas disposita. Calyx tubuloso- vel infundibuliformi-campanulatus, basi ± obliquus, dentibus 5, subaequalibus. Corollae labia posteriora oblongo-ovata, deflexa, lateralia minuta. Nux venulosa, leviter rugulosa. Frutices humiles vel suffrutices, plurimi ± pilosi vel tomentosi, regionem mediterraneam et Asiam occidentalem incolentes.

1. ***Teucrium Chamaedrys*** L., Sp. Pl. (1753) 565; SCHREB., Pl. Verticill. Unilab. (1774) 32; BENTH., Lab. (1836) 680; BENTH. ap. DC., Prodr. **12** (1848) 587.

Chamaedrys officinalis MOENCH, Meth. (1794) 383.

Teucrium pseudo-chamaedrys WENDEROTH, Bot. Zeitg. (1836) 358.

T. officinale LAM., Fl. France **2** (1779) 414.

Abbildung: Siehe bei den Unterarten.

Basi breviter lignescens, saepe ± longe repens, caespitosum, stolones subterraneos aphyllos numerosos emittens (ssp. *sinuato* excepta). Species collectiva habitu et indumento valde variabilis; plantae 5—50 cm altae. Folia basi longe usque breviter cuneata, consistentia in vivo molliter herbacea vel rigidula subcoriacea, supra opaca vel nitidula, glabra vel saepius vario modo pilosa, nervis secundariis utrinque 4—8, margine crenato-serrata usque lobulata vel fere pectinata. Verticillastra saepius multi-, rarius pauciflora, remota vel approximata. Folia floralia plana vel plicata vel cymbiformia, crenata vel crenato-serrata vel ± integra, calyces superantia vel iis breviora. Calyx tubuloso- vel subinfundibuliformi-campanulatus ± obliquus, glaber vel saepius ± pilosus, dentibus lanceolato-triangularibus vel triangularibus subaequalibus ± acuminatis, in subspeciebus plurimis margine minutissime ciliolatis et insuper saepe longe ciliatis. Flores rosei vel purpurei.

F. HERMANN (s. u.) macht noch folgende Angaben: „Kronröhre gerade oder fast gerade. Kelchgrund keilig. Oberlippenlappen li-

[1]) Die Sendung ist erst während der Drucklegung eingelangt; die wichtigsten Revisionsergebnisse konnten noch bei der Korrektur berücksichtigt werden.

neal-lanzettlich, allmählich zugespitzt, drüsig oder gewimpert. Mittellappen der Kronunterlippe keilig in den Grund verschmälert. Fruchtkelch durch einen Kranz langer Haare geschlossen."

Im folgenden stelle ich die wichtigeren bisherigen Gliederungsversuche der Formen des *T. Chamaedrys* L. zusammen.

1. BOISSIER, Flora orientalis **4** (1879) 816, stellt *T. nuchense* C. KOCH als Synonym zu *T. Chamaedrys* und unterscheidet als einzige Varietät *T. canum* (FISCH. & MEY.) BOISS. mit den Synonymen *T. canum* FISCH. & MEY. und *T. syspirense* C. KOCH.

2. ČELAKOVSKY, Bot. Centralbl. **14** (1883) 218—221, unterscheidet als Arten *T. sinuatum* ČEL. und *T. Chamaedrys* L., letzteres mit folgenden Varietaten:

var *hirsuta* ČEL. (Krim, leg, PAREYSS 33),
var. *lucidum* STERNBERG ap. ČEL. (Böhmen, leg. STERNBERG),
var. *ramigera* WIERZBICKI ap. ČEL. (Banat, leg. WIERZBICKI),
var. *serratum* OPIZ, Seznam (1852) 95,
var. *gymnobotrys* ČEL. (Cilicien, leg. PERONIN).

3. BECK, Flora von Niederösterreich (1893) 1022, unterscheidet von *T. Chamaedrys* die folgenden Varietäten:

α) *typicum* BECK: Stengel abstehend zottig, Blätter beiderseits dicht oder nur auf den Nerven, Kelche reichlich behaart. In allen Teilen durch die Behaarung grau. — Die Form mit mehr gesägten Blättern ist *T. pseudochamaedrys* WENDEROTH (sehr häufig).

β) *viride* BECK, Fl. von Sudbosnien, in Ann. Nat. Hofm. Wien **2** (1887) 147. Stengel unten abstehend zottig, oben samt den Blättern und Kelchen ± dicht drüsenhaarig (scheint in typischer Form in Niederosterreich nicht vorzukommen)

γ) *glabratum* BECK. in allen Teilen grün und kahl erscheinend, Stengel nur an den Kanten kraus behaart, Blätter und Kelche etwas behaart, oft fast kahl (Langapiestingtal).

4. FORMANEK hat in Verh. Nat Ver. Brunn **33—37**, 1895—1899 von der Balkanhalbinsel eine große Anzahl von Unterarten und Varietäten des *T. Chamaedrys* aufgestellt, die von VANDAS, Reliquiae Formanekianae (1909) 446—447, samtlich eingezogen worden sind. — Eine bedeutende Anzahl der FORMANEKschen Belege erwiesen sich als zur var. *glanduliferum* gehörig, viele auch zu var. *illyricum*. Die Mehrzahl ist aber so mangelhaft gesammelt und präpariert, daß ich ihre Fundorte nur unter ssp. *eu-Chamaedrys* schlechtweg aufführen konnte.

5. HAUSSKNECHT hat in Mitt. Thür. Bot. Ver. n. F. **11** (1897) 181 die beiden Varietäten *glanduliferum* (aus Thessalien) und *incisum* (aus Konstantinopel) beschrieben.

6 ROUY, Flore de France, unterscheidet nur die „race" *albaracinense* (PAU) ROUY l. c. **11** (1909) 239

7. HERMANN in Verhandl. Bot. Ver. Brandenburg **63** (1922) 48 beschreibt ausführlich die folgenden Formen:

α) *germanicum* mit lederigen, oberseits glänzenden, unterseits schwach behaarten Blättern, deren Länge die Breite um das Doppelte übertrifft, mit zahlreichen schmalen Zahnen und zahlreichen Seitennerven. Kelchzähne lang und schmal (Thüringen).

β) *bavaricum* mit breiten, eiförmigen Blättern, wenigen breiten, abgerundeten Zähnen, nur 3—5 Seitennervenpaaren und kurzen, breiten Kelchzähnen (Bayern).

γ) *tiroliense* mit dichter abstehender Behaarung, jederseits 3—5 schmalen Blattzähnen und schmalen, langen Kelchzähnen (Südtirol).

8. HEGI, Ill. Flora von Mitteleuropa **5**, 4 (1927) 2528—2529, unterscheidet die folgenden Varietäten:

var. *typicum* BECK (siehe oben). Die verbreitetste Form. Hierzu als dicht grauhaarige Form subvar. *villosum* HIRC (= var. *hirsutum* ČELAK.?, = var. *crinitum* BRIQU.). (In extremer Ausbildung var. *canum* [FISCH. & MEY.] FIORI & PAOLETTI im Wallis, Graubünden, Ungarn und Kroatien und als Form mit stärker gesägten Laubblättern f. *pseudochamaedrys* [WENDEROTH] BECK.)

var. *viride* BECK (siehe oben). Seltener, z. B. in Bosnien, Untersteiermark: Sanntal, angenähert auch z. B. in der Nordschweiz.

var. *lucidum* STERNBERG ap. ČELAK. (= var. *glabratum* BECK) (siehe oben).

Weiter werden erwähnt die Rassen *germanicum* F. HERMANN mit lang und fein zugespitzten Blütenknospen und *bavaricum* F. HERMANN mit abgerundeten Blütenknospen und aufgesetztem Spitzchen.

9. BORNMÜLLER, Mitteil Thüring. Bot. Ver., n. F., **37** (1927) 55[—61], stellt als neue Art *T. ixodes* BORNM auf und bespricht vergleichsweise die nächst verwandten Arten. Er weist darauf hin, daß BECK sein *T. chamaedrys* f. *viride* ursprünglich (Ann. Naturhist Hofmus. Wien **2** [1887] 147) mit den Worten: „folia parce pilosa subglabra viridia“ gekennzeichnet, also nichts von dem Vorhandensein von Drüsenhaaren erwähnt hat. Erst später, nämlich in Flora von Niederösterreich, werden die Drüsenhaare erwähnt. Ferner verdanken wir BORNMÜLLER den wichtigen Nachweis, daß BOISSIERs *T. Chamaedrys* var. *canum* ein Sammelname ist, der *T. syspirense* C. KOCH und *T. canum* FISCH. & MEY. umfaßt, die voneinander und von *T. Chamaedrys* wesentlich verschieden sind.

10. HAYEK, Prodr. Fl. balc. **2** (1928) 245, behandelt die FORMANEKschen Varietäten *revolutum, parvifolium* und *grandiflorum* (letzteres wohl ein Druckfehler für *grandifolium*) als Synonyme von *T. Chamaedrys*. Er unterscheidet ferner folgende Formen:

β) *subcanescens* FORMANEK (Syn. var. *canescens* FORM.): Folia dense pilosa, canescentia, simpliciter inciso-crenato-serrata.

γ) *illyricum* BORB. & BORNM.: Caulis dense patule villosus Folia densius pilosa, profunde inciso-crenato-serrata, dentibus incisis.

δ) *viride* BECK: Folia sparse pilosa subglabra.

ε) *acutilobum* VIS.: Folia glabrata acute inciso-dentata.

φ) *oxyodon* HELDR. & HAL.: Caulis breviter pubescens. Folia subglabra oblongo-lanceolata, argute serrata. Calyx gláber dentibus ciliatis.

η) *microphyllum* VIS.: Folia parva, floralia oblongo-ovata, acuta, integerrima apice serrulata. Racemus elongatus.

und Varietäten:

B) *glanduliferum* HAUSSKN.: Caulis calyces et folia ad nervos pilis longis glanduliferis patentibus vestita.

b) *incisum* HAUSSKN.: Folia profunde inciso-dentata, dentibus margine valde revolutis. Calyx angustus prominenter 5-angulus.

Diese Übersicht zeigt, daß sich die meisten Autoren mit einer kurzen Charakteristik der in ihrem Florengebiet vorkommenden oder ihnen sonst zufällig vorliegenden Abweichungen begnügten. Die Variabilität der Art in ihrem gesamten, das Mittelmeergebiet, sowie das wärmere Europa und Westasien umfassenden Areal an einem umfangreichen Vergleichsmaterial zu untersuchen, wurde bisher nicht unternommen.

Die im folgenden gegebene Gliederung in 15 Unterarten ist nicht nur das Ergebnis ausgedehnter Herbarstudien, sondern auch von Naturbeobachtungen, besonders im mittleren und östlichen Teil des Areales der Art, nämlich in den Ost- und Westalpen, auf der Balkan-Halbinsel und im Nord-Iran. Leider machen die Zeitumstände eine Benützung ausländischer, besonders westeuropäischer Herbarien unmöglich, so daß die Angaben über die Variabilität der Sippen und ihrer Verbreitung, gerade was West-Europa und das westliche Mittelmeergebiet betrifft, verhältnismäßig weniger vollständig sind.

Als Unterarten habe ich meiner eigenen und der Gepflogenheit vieler anderer neuerer Forscher folgend, geographische Rassen bezeichnet, d. h. Sippen, die durch eine Mehrzahl von Merkmalen charakterisiert sind und deren Verbreitung auf ein bestimmtes größeres oder kleineres Gebiet beschränkt ist, wobei sie sich gegenseitig zumeist mehr oder minder deutlich ausschließen. Das in vielen Fällen häufige Auftreten von sogenannten „Zwischenformen“ in den Grenzzonen des Vorkommens zweier oder mehrerer geographischer Rassen ist ein Hinweis auf deren nahen genetischen Zusammenhang und läßt eine höhere systematische Bewertung nicht tunlich erscheinen. Außerdem ließ es sich bei einigen Unterarten, besondes bei der am weitesten verbreiteten ssp. *eu-Chamaedrys* nicht vermeiden, auffälligere, aber weniger konstante, dabei oft nur auf ein einzelnes Merkmal begründete und in ihrem Vorkommen nicht oder nur undeutlich lokalisierte Sippen als Varietäten hervorzuheben.

Selbstverständlich habe ich mich bemüht, aus den mehr als zwei Dutzend mir aus der Literatur bekannt gewordenen Varietäts- und Formennamen den jeweils ältesten für die einzelnen Sippen in Betracht kommenden festzustellen. Dies ist wohl nicht in allen Fällen gelungen, da einerseits die Beschreibungen zu wenig genau oder vorwiegend auf Merkmale begründet sind, die nach meiner Erfahrung zu sehr der direkten Beeinflussung durch die Standortsbedingungen unterliegen oder aber, da mir die Originalexemplare

nicht zugänglich waren. In solchen Fällen — es sind nur wenige — habe ich einen auf gute Beschreibung und mir zugängliche Belege fußenden jüngeren Namen einem älteren unsicheren vorgezogen.

Einige Unterarten scheinen mir in ihrer Eigenschaft als geographische Rassen noch nicht einwandfrei festgestellt. Sie würden Studien am natürlichen Standort und Kulturversuche verdienen. — Im folgenden gebe ich einen Überblick über die Stellung und die Beziehungen der geographischen Rassen des *T. Chamaedrys* zueinander und zu den nächstverwandten Arten. — 1. Ssp. *lydium* tritt nach O. Schwarz in West-Anatolien ausschließlich und konstant auf. Ich sah miteinander gut übereinstimmende Belege aus Lydien, Bithynien und der nördlichen Agäis. Es läßt sich jedoch nicht leugnen, daß auch außerhalb dieses Gebietes gelegentlich Individuen auftreten (z. B. in der Slowakei, Com. Trentschin, leg. Holuby, U Br), die von ssp. *lydium* kaum zu unterscheiden sind und die als Schattenexemplare von ssp. *eu-Chamaedrys* gedeutet werden müssen. — 2. Ssp. *algeriense* Rech. fil. Diese Unterart ist auf eine einzige Aufsammlung begründet. Sie fällt vollkommen aus dem Rahmen der mir bekannten nordafrikanischen Rassen heraus, schließt sich jedoch sehr eng an ssp. *eu-Chamaedrys* var. *illyricum*, das über die Küstengebiete des östlicheren Mittelmeerbeckens weit verbreitet ist und es bleibt weiteren Studien vorbehalten, ob ihre Auffassung als Unterart gerechtfertigt ist. — 3. Ssp. *pectinatum* Rech. fil. Auch diese Unterart ist nur auf wenige Belege und auf Beobachtungen in einem sehr eng begrenzten Gebiet der Seealpen begründet. Ihr Verhältnis zu ssp. *eu-Chamaedrys* einerseits und zu ssp. *germanicum* andererseits bleibt noch näher zu untersuchen. — 4. Ssp. *olympicum* Rech. fil. ist zwar auch nur auf eine Aufsammlung, bzw. auf zwei aus demselben Gebirgsstock stammende begründet. Sie hebt sich jedoch als Gebirgsrasse in zahlreichen Merkmalen so deutlich von der in tieferen Lagen desselben Gebietes sowie überhaupt auf der Balkanhalbinsel ausschließlich vorkommenden ssp. *eu-Chamaedrys* ab und schließt sich näher an weiter östlich beheimatete Rassen an, daß ihre Bezeichnung als Unterart jedenfalls gerechtfertigt ist. — 6. Ssp. *trapezunticum* Rech. fil. und 7. Ssp. *nuchense* (C. Koch) Rech. fil. Diese beiden Rassen haben das Merkmal der nicht ciliolierten Kelchzähne miteinander gemeinsam, das sie von allen übrigen Rassen der Art unterscheidet. Dieses Merkmal ist jedoch, soweit das relativ spärliche mir zugängliche Material Schlüsse zuläßt, nicht immer scharf ausgeprägt. Es läßt sich nicht voraussagen, ob meine hier vertretene Auffassung von zwei Unterarten haltbar

sein wird. Zwei andere Deutungsmöglichkeiten möchte ich hier kurz erwähnen. Möglicherweise existiert eine über das kolchische Florengebiet (Konstantinopel bis Transkaukasien) verbreitete mit *T. Chamaedrys* nah verwandte Art, die durch gewisse Eigentümlichkeiten des Wuchses, der Blattform, der Behaarung und durch das oben erwähnte Merkmal der mangelnden kleinen Wimperchen an den Kelchzähnen gekennzeichnet ist und die mit ssp. *eu-Chamaedrys* und vielleicht auch mit ssp. *syspirense* Kreuzungen eingeht, wodurch die erwähnte Unklarheit in der Abgrenzung der beiden angenommen, in ihren Extremen so überaus charakteristischen Unterarten voneinander und von ssp. *eu-Chamaedrys* und *syspirense* eine Erklärung fände. Die zweite Deutung wäre die, daß in Nord-Anatolien und im Kaukasus, wo die vertikale Verbreitung des *T. Chamaedrys* s. l. besonders groß zu sein scheint — vom Meeresspiegel bis weit über 2000 m — noch eine weitere, mir bisher wegen Materialmangels nicht greifbare Rasse existiert (vielleicht eine Gebirgsrasse analog ssp. *olympicum* auf der Balkan-Halbinsel). — 8. Ssp. *syspirense* (C. Koch) Rech. fil. Diese Rasse ist so ungemein charakteristisch, daß sie als Art beschrieben worden ist und nach einer durch Boissiers irrtümliche Auffassung eingeleiteten langen Zeit der Verkennung erst kürzlich (Bornmüller in Mitt. Thür. Bot. Ver., N. F., **37**, 1927) als solche wiederhergestellt wurde. Ich habe lange gezögert, ob ich mich der Auffassung von C. Koch und Bornmüller anschließen soll, bin aber davon wieder abgekommen, da mir die Zusammenhänge nach verschiedenen Seiten doch allzu eng erscheinen. Es erübrigt sich noch ein Hinweis auf die starken Schwankungen in der Länge der Behaarung. Nomenklatorischen Typus ist die kurzhaarige Form, weitaus häufiger und wohl auch weiter verbreitet ist jedoch die langhaarige var. *hirsuta* Čelak. — 9. Ssp. *tauricolum* Rech. fil. und 10. ssp. *sinuatum* (Čelak) Rech. fil. Die Aufstellung der ssp. *tauricolum* als geographische Rasse bedarf keiner Rechtfertigung. Als praktische Erkennungszeichen wird hier außer auf die lockere Infloreszenz nochmals ausdrücklich auf die am Grund kurz zugeschweiften Blätter mit unterseits fein aber scharf vorspringender Nervatur hingewiesen. Der Zusammenhang mit ssp. *sinuatum* ist sehr eng. Zu ssp. *syspirense*, mit dem es den lockeren Blütenstand und die verkleinerten Tragblätter gemeinsam hat, bestehen „Übergangsformen“. Die größte Schwierigkeit bietet jedoch die Abgrenzung gegenüber gewissen östlichen Formen der ssp. *eu-Chamaedrys*. Siehe 449 aus Cilicien ist gewiß nur eine unter extremen Stand-

ortsverhältnissen gewachsene Schattenform der ssp. *tauricolum*, als solche aber von gewissen Formen der ssp. *eu-Chamaedrys* nur schwer zu unterscheiden. Andererseits weichen manche anatolische Exemplare trockener, sonniger, exponierter Standorte (Bornm. 3109) von ssp. *eu-Chamaedrys* var. *illyricum* nur schwach durch die stark verkleinerten Tragblätter ab, wodurch sie eben an ssp. *tauricolum* ohne sonstige Anklänge erinnern. — 11. Ssp. *germanicum*. F. Hermann gebührt das Verdienst, diese Rasse als erster erkannt zu haben. Die Tatsache, daß sie so lange unbeachtet geblieben ist, erklärt sich dadurch, daß die Grenz- und Vermischungszone mit ssp. *eu-Chamaedrys* durch Mittel- und Süddeutschland und die Schweiz geht und ziemlich breit ist. Neu ist aber die Feststellung, daß so gut wie ganz Frankreich zum Areal dieser Unterart gehört. Für ihre relative Konstanz spricht der Umstand, daß Rouy & Foucaud in ihrem sonst an niederen systematischen Einheiten aller Rangstufen überreichen Florenwerk nur eine einzige spanisch-westfranzösische Rasse (ssp. *Albarracini*) anführen. Ssp. *germanicum* eröffnet den Reigen der sich westlich an ssp. *eu-Chamaedrys* anschließenden Rassen, denen u. a. die dickliche starre Blattkonsistenz, die plötzlich verschmälerte Blattbasis und die reichliche, nicht tief eingeschnittene und keinesfalls zur Blattspitze sondern immer seitwärts gerichtete Blattkerbung, die meist geringe, wenn reichliche aber sehr kurze Behaarung gemein ist. — 12. Ssp. *pinnatifidum* (Sennen) Rech. fil. (der Name ist ungeeignet) ist die nächst südwestlichere Rasse. Die Berechtigung ihrer Abtrennung von der vorigen bleibt an reichlicherem Material zu überprüfen. Auffällig sind die unterseits meist stark blaugrünen Blätter. — 13. Ssp. *Albarracini* (Pau) Rouy ist im großen und ganzen eine stark behaarte Parallelform zu ssp. *pinnatifidum*, bemerkenswert dadurch, daß sie gewissermaßen eine Brücke zu dem sicher spezifisch verschiedenem *T. Webbianum* Boiss. bildet, ohne aber einen lückenlosen Übergang zu vermitteln. — 14. Ssp. *maroccanum* Rech. fil. Ich konnte diese Rasse nach der Beschreibung weder mit dem aus Nordafrika beschriebenen *T. barbarum* Jahandiez & Maire, noch mit *T. Chamaedrys* var. *gracile* Batt. identifizieren. — 15. Ssp. *gracile* (Batt.) Rech. fil. ist mir nur aus der Beschreibung bekannt.

I. Ssp. nova ***eu-Chamaedrys*** Rech. fil.

T. Chamaedrys L. var. *viridescens* Formanek, Verh. Nat. Ver. Brünn **34** (1897) 325.

T. Chamaedrys L. var. *ramigera* WIERZB. in ČELAK., Bot. Centbl. 14 (1883) 220.

T. Chamaedrys auct. plurim Europ. med. et austr.-orient.

Basi breviter lignescens. Folia plana maiuscula ovata, basin versus semper dilatata, in petiolum a lamina saepe vix vel tantum in foliis infimis distinctum late sinuato-cuneata, consistentia in vivo molliter herbacea, in sicco plerumque papyracea, saepe subconcoloria, supra laete viridia, subtus vix pallidiora (nunquam glauca), grosse crenato-serrata vel ± lobata, lobis latis rotundatis vel acutatis integr[illegible] ± crenatis vel incisis. Nervi laterales utrinque 4—5, subtus [illegible]rominentes, supra vix immersi. Folia floralia maiuscula, calyces fere semper superantia, omnia ± crenato-serrata. Calyx (± late) campanulatus dentibus calycinis triangularibus breviter acuminatis, latitudine eorum non usque ad summum sesquilongioribus, margine dense brevissime ciliolati et insuper ± dense longe ciliati. — Subspecies quoad habitum et pubescentiam variabilis. Varietates sequentes una in alteram insensibiliter transientes distingui possunt (vide p. 354—363).

Abbildungen: Siehe bei den Varietäten.

Verbreitung: Südliches Mitteleuropa, Apenninenhalbinsel, Balkanhalbinsel, Südrußland, Anatolien.

Gesehene Herbarexemplare: Alpen: Schweiz: Ragaz (ASCHERSON, B); Lenzerheide, Gneiss, 1400 m (MEISSER in BRAUN-BLANQUET, Fl. rhaet. exs. 473, MW). — Vorarlberg: Bludenz-Brand (RAHN, B); Feldkirch (O. HOFFMANN, B).

Tirol: Karwendel, Vompertal (RAHN, B); Inntal, Fließ bei Landek (RAHN, B); Innsbruck (SARNTHEIN, UW); Höttinger Grund bei Innsbruck, 900 m (MATTFELD & MARKGRAF 461, B); Unterberg bei Innsbruck, gegen den Brenner (RECH. sen., R); Gschnitztal bei Trins (SARNTHEIN, H) — Schloß Fernstein (coll. ign., H); St. Leonhard (POULSEN, UBr).

Salzburg: Unken (GOTTLIEB-TANNENHAIN, UW); Golling (coll. ign., H).

Bayern: Streitberg im Wisenttal (BORNMÜLLER, Bo).

Oberösterreich: Ischl (STOHL, UW); zwischen Ischl und Hallstatt (BAUKE, H); Ebensee (RAVOTH, H); Altmünster (STOHL, UW); Südfuß des Sengsengebirges bei Windisch-Garsten, 600—700 m (BAUMGARTNER, MW — approx. v. *oxyodon*); Wels (BRAUNSTINGL, Ha); Wildshut (VIERHAPPER sen., UW); Sitzental und Schrattenbruck (VIERH. sen., UW).

Niederösterreich: Triestingtal (Preissmann, MW — Kümmerform); Steinwandklamm (Witasek UW); Ötschergräben. Tormäuer (Nevole, UW); Wiener-Neustadt (Sonklar, UW); Höbesbrunn (Matz, UW); Kapellberg (Ullepitsch, UW) — Wien: Leopoldsberg (Gebauer, UBr), Hohe Wand bei Neuwaldegg (Gerold, R), Salmannsdorf (Witasek, UW); Langenzersdorfer Au (J. B., UW) — appr. v. *oxyodon*), Mödling (Nábělek, UBr). — Burgenland: Haglersberg bei Jois (Rech. sen., R).

Steiermark: Aschbach-Wegscheid (Klammerth, UW); Lamming bei Bruck a. Mur (Pittoni, MW); zwischen Rohrbach und Wallbach bei Beigirtl (Sabransky, MW).

Kärnten: Karawanken, Tschepaschlucht bei Unterbergen (Rech. sen., R).

Krain: Sanntaler Alpen, Abstieg vom Krvavec ins Kankertal (L. Rech., R); Groß-Gallenberg bei Laibach (Pidoll, H).

Sudeten: Böhmen: Poděbrad (Binder, UBr) — Prag (E. Weiss, MW) und Umgebung: Podbaba (Reichenbach fil., MW), Sv. Prokop (Vandas, UBr), Illuboček, Kalk 250 m (Freyn, MBr), Kuchelbad (Purkinje, MW), Kuchelbad 280 m, Schiefer (Freyn, MBr — app. v. *lucidum*), Karlstein (Engler, B); Brüx (Stika, MW); Rösselberg bei Brüx (Eichler, UBr); Teplitz (M. Winkler, UBr, Reichenbach fil., MW, Papperitz, MW); Michelsberg bei Leitmeritz (Reichenbach fil., MW, B); Leitmeritz, Triften bei Mentau, Basalt 570 m (Freyn 225, MBr) — Čes. Krumlov, in rup. calc. supra flum. Vltava (Suza, UBr, Podpěra, UBr) — fl. alb.) Ml. Boleslav, Chlum (Podpěra, UBr); Brošce u Slaziva (Spitzner, UBr).

Sachsen: Sächsische Schweiz, Niederrathen (Hippe, MW).

Mähren: Brünn und Umgebung: (Makowsky, MW), Vranov (Polašek, UBr), Čebuka (Šmarda, UBr) und zahlreiche andere Standorte in 300—400 m Höhe, in verschiedenen Formen, die sich teilweise var. *bavaricum*, teilweise var. *oxyodon* nähern (Prižicky, Podpera und andere Sammler, UBr); Biskupice ad fl. Rokytna, substr. serpent. (Suza, UBr); Trebitsch (Picbauer, Suza u. a., UBr); Mähr. Budwitz Suza, UB); Mähr. Kromau (Podpěra, UBr); Sv. Mihalek pr. Bohutice, 250 m (Krist, UBr); Eisgrub [Lednice], 180 m (Zapletálek, UBr); Klobuk bei Auspitz (Steiger, UBr — appr. *illyr.*); Ungar.-Brod (Podpěra, UBr); Vsetin (Rican, UBr — appr. *lucidum*); Tišnov, 280 m (Zejnek, UBr); Proßnitz (Friedrich. UBr); Namiest, Ocmanice (Suza, UBr); Lysa Hora (Doležal, UBr); Ml. Boleslav, Chlum (Podpera, UBr). — Zahlreiche weitere Belege

im Hb. UBr, von denen sich einige, besonders aus der Umgebung von Trebitsch, teils var. *bavaricum*, teils var. *tiroliense* nähern.

Karpaten: Kleine Karpaten: Thebner Kogel, 300 m (Ascherson, B, Witasek, UW); zwischen Lamač und Červeny Most, 200 m (Krist, UBr — appr. v. *tiroliense*); Vivrat bei Kuchina (Rech. fil. R); St. Georgen (Zahlbruckner, MW) — Com. Neutra: Vagluka, in rup. calc., 260 m (Scheffer, R, Scheff.), in coll. calc. ad Velusovce (Scheffer, Scheff.), in m. Višegrad pr. Deutsch-Proben, 580 m (Scheffer, Scheff.), in rup. calc. „Bralje" ad fl. Nitra pr. Oslany. 250 m (Suza, UBr). — Com. Trentschin: Zemansk. Podhrad (Holuby, UBr — fl. alb.). — Com. Liptau: Hradek (Scherfel, MW), Lucski (Kuegler, B), Fenyöhaza (L. Richter, H), Kalkfelsen im Waagtal bei Rosenberg (Engler, B, H), Preszeker Schlucht, Kalk 750 m (H. Winkler, H), Berg Chocs (Kotula, MW). — Com. Sáros: in sax. calc. pr. Malovesca (Wołszczak, MW). — Ostslowakei: Kaschau, ad rupes serpent. pr. Jaklovce, 350 m (Suza, UBr). — Spiš. Nova Ves, ad pagum Primovce in rup. melaphyr. (Suza, UBr); Kubia (Görlitz, B); Puchov, in m. Vrsatec supra pag. Červeni kamen. 500 m (Krist, UBr). — Ostkarpaten: Siebenbürgen: Heuwiesen bei Klausenburg (F. Hayek, MW), Hammersdorfer Hügel bei Hermannstadt (Schur, B), M. Varhegy pr. Deva, 250 m, Trachyt (Scheffer, Scheff.). — Banat: Anina-Steyerdorf (coll. ign., MBr); in faucibus Kazan pr. Orsova (Scheffer, Scheff.), Orawicza (Wierzbicki, MW — „v. *coloratum*").

Mittel-Ungarn: Budapest, Sáshegy (Filárszky & Schilberszky, UW). — Matra: Sárhegy pr. Gyöngyös (Vrábely, K); C. Alba: Alba Regia (Tauscher, K). — West-Ungarn: Com. Eisenburg, S. Totfalu (Marton, UBr).

Galizien: Hołosko und Winniki (coll. ign., MW); Kreis Czortkov, Polovce (Köhler, MW).

Bukowina: Tereschenі, Tereplestje, Michalcze (Herbich, MW); Cecina und Czernowitz (Tangl, UW); Campolung, 900 m (Wołoszczak, MW). — Wolhynien: Klosterwald zw. Wladimir-Wolhynskij und Poiczew (Hayek, UW); Brody (Błocky, MW). — Bessarabien: Kischinewia (Zelenezky, MW — appr. v. *lucidum*). — Ukraine: Kiew (Blonski, H); Distr. Meligsil, reg. Syvasch, ins. Birjutschij (Kotow, B). — Elisabethgrad (Lindemann, H, MBr); Cherson (Lindemann, MW). — Podolien (Rehmann, MW).

Balkan-Halbinsel: Kroatien: Lößabhänge bei Sv. Karlovci (Fornbacher, B); Dubovac pr. Carolostadium (Borbás. B,

MW). — Slawonien: Zvecsovo (Stoitzner, B). — Serbien (Ilic, UW), Pirot (Ničić 42, UW), Knjaževac (Adamovic, UW), Crnivrch (Formanek, UW). — Bosnien: Travnik (Brandis, MBr), Donja Tuzla (Bukalović, B), Vranjak pr. Semizovac (Maly, UBr), Srebrenica, 400 m (Wettstein, UW), Tunica, Lipnik, Krupa, Banjaluka, Zalin, Glog pr. Sarajevo (sämtl. Formanek, MBr). — Herzegowina: Cermerno (Siminović, UW). — Bertiscus: Peć (Ipek), 500—700 m (Rech. fil. 74, R). — Mazedonien: Zelenikovo, in valle fl. Kadina-Reka (Weber, UBr), Allchar (Dörfler 531, MW; Hofmann 210, MW), Lopadnica, Velusina, Gobes-Balkan, Petrina-Planina, Hadzibarica, Flora-Planina, Pržigrad-Planina, Dudica-Planina, Vodena, Linuri, Neveska, Luben-Pl., Beles-Pl., Demirkapu, Bukovo, Ostrec, Diavato, Xerolivadion, M. Korthiati (sämtl. Formanek, MBr). — Bulgarien: Stara-Planina: Golem Čepan (Rech. fil. 1791, R), Isker-Durchbruch bei Lakatnik (F. Hermann, Herm.), Tirnovo (Širjaev 658, UBr), M. Paramuk pr. Sliven (Schneider 485, MW), M. Sinikamil (Schneider 579, MW); Vitoša (Tamandjeff, UBr). — Rila-Planina: Postnici Sv. Iwan, 1300 m (Rech. fil. 1947, R). — Kneževo, Lulin-Pl., M. Rhodope: Mlekovica, Narecen (sämtl. Formanek, MBr). — Umgebung von Konstantinopel: Schischli (Nemetz, UW), Beikos (Nemetz, Ha, R, UW), Göksu (Wimmer 68, MW, Cumani, H); Ins. Antigoni (Wimmer 68, MW).

Griechenland: Thessalien, Malakasi (Sintenis 947, H); Pindus: Ochsa-Despot, Chaliki, Peristeri, Mandra Hodza; Thessalien: Kučuro, Čuka in m. Chassia, Phlamburo in M. Oxia, Koniskos, Vlachava; Epirus: in valle fl. Dipotamos (sämtl. Formanek, MBr).

Italien: Südtirol: Riva, Lago di Tenno (Šmarda, UBr — Kümmerform), ober dem Loggia-See (Kotula, MW), Riva (coll. ign., H). — Istrien: Krngebiet, Lepenje-Tal (Hruby, Br), Triest, Monfalcone (Steurer, H). — Venezia: Lido, in aren. marit. (Beguinot, Fl. ital. exs. 2532 bis). — Capri, M. Solara (Bolle, B).

Korsika: Bocognano, Kastanienwald (Kuegler, B).

Verfolgt man die einzelnen Merkmale dieser Unterart durch ihr weites Verbreitungsgebiet, so zeigen sich wohl in einzelnen Teilgebieten Häufungen gewisser Merkmale oder sogar Merkmalskombinationen, doch treten sie nirgends ausschließlich genug auf, um eine Bewertung als Unterarten zu rechtfertigen. Man vergleiche übrigens die Fundortslisten unter ssp. *eu-Chamaedrys* und den einzelnen Varietäten! Überdies treten in den Grenzgebieten Über-

gangsformen zu den benachbarten geographischen Rassen auf, so im Rheinland, in der Schweiz und in Süd- und Mitteldeutschland zu ssp. *germanicum*, in den Seealpen zu ssp. *pectinatum*, im Kaukasus zu ssp. *nuchense*, in Anatolien zu ssp. *syspirense* und ssp. *tauricolum*.

Was zunächst die Stengelbehaarung betrifft, so lassen sich — ähnlich wie dies Lyka in Magy. Bot. Lapok **25** (1926) 44—47 zur Schaffung einer Übersicht über *Thymus*-Arten versucht hat — drei Typen unterscheiden: 1. lange, abstehende Haare, die den Stengeldurchmesser erreichen oder übertreffen, 2. kurze herabgebogene Haare, 3. Zwischenstufen. — Der erste Typus ist unbedingt der häufigste und am weitesten verbreitete, wenn auch die Dichte der Behaarung ungemein stark wechselt. Es gibt jedenfalls kein Teilgebiet, wo abstehende Stengelbehaarung nicht vorkommt. Im Süden und Osten ist sie aber im allgemeinen stärker ausgeprägt wie im Norden und Westen. Der zweite Typus ist durchaus selten zu nennen, er tritt verstreut durch das ganze Gebiet auf, im Süden und Osten noch spärlicher und auf Gebirgsgegenden beschränkt. Es verdient festgehalten zu werden, daß auch bei den dem zweiten Typus angehörigen Individuen die untersten, oft schon etwas verholzten Internodien gewöhnlich längere und stärker abstehende Haare aufweisen wie die oberen, krautigen Stengelteile. Der dritte Typus ist wieder häufiger. Seine Zwischenstellung zwischen dem ersten und zweiten kommt entweder dadurch zustande, daß zwischen den langen abstehenden Haaren kürzere, dann oft ± zurückgekrümmte auftreten, oder aber, daß die Haare zwar lang sind, aber nicht straff abstehend, sondern biegsam bis etwas kraus und dann immer mit der Tendenz nach abwärts abzustehen oder gebogen zu sein, niemals nach aufwärts. Oft ist die Behaarung an zwei gegenüberliegenden Stengelflächen, und zwar an den aufeinanderfolgenden Stengelgliedern abwechselnd, stärker ausgeprägt („caulis subbifariam pilosus"), seltener auf die Kanten beschränkt („caulis subquadrifariam pilosus").

Ein Sonderfall des ersten Behaarungstypus kommt dadurch zustande, daß die Haare Drüsenköpfchen tragen. Diese sind allerdings oft nur bei sehr starker Lupenvergrößerung sichtbar (var. *glanduliferum* Hausskn., siehe unten). Die Haare sind dann gewöhnlich besonders straff abstehend. Sie können dabei untereinander von fast gleicher Länge oder aber in zwei Längenordnungen gemischt sein. Häufig treten die Drüsenhaare fast ausschließlich auf, seltener im gleichen Mischungsverhältnis mit drüsenlosen

Haaren oder nur vereinzelt unter solche eingemischt. Gewöhnlich erstreckt sich die Drüsenbehaarung auch auf Blätter und Kelche. In der Nähe der Stengelglieder, ferner an den Blatträndern ist sie gewöhnlich am stärksten ausgeprägt. Die Varietät *glanduliferum* wurde von HAUSSKNECHT in Thessalien entdeckt und war lange Zeit nur von dort bekannt, bis sie von VANDAS unter dem FORMANEKschen Material mehrfach aus den verschiedensten Teilen der Balkan-Halbinsel nachgewiesen wurde. Durch ihre Auffindung in Bulgarien aufmerksam geworden, stellte ich sie dann auch in Niederösterreich und in der Slowakei fest (Magy. Bot. Lapok **32** [1933] 43) und nun zeigt sich, daß sie bis nach Mähren und nach Kärnten, ja sogar in einem vereinzelten schwächer ausgeprägten Vorkommen bis in die Nördlichen Kalkalpen reicht. Es gibt jedoch kein Gebiet des ausschließlichen Vorkommens dieser Abart. Im Gegenteil scheint sie am häufigsten mit den dem ersten Behaarungstypus angehörigen drüsenlosen Formen zusammen vorzukommen. Wenn ein Schluß aus den vorliegenden Aufsammlungen, die ja in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bisher nicht daraufhin untersucht worden waren, zulässig ist, so dürfte sich das Verhältnis des Vorkommens drüsiger und nichtdrüsiger Formen auf der Balkan-Halbinsel im günstigsten Fall wie 1 : 1 verhalten, meist aber wie 1 : 2, um dann nordwestwärts gegen Mitteleuropa stark zugunsten der drüsenlosen Formen abzufallen. Da keine anderen Merkmale mit der drüsigen Behaarung parallel gehen und ein ausschließliches Vorkommen nirgends festgestellt werden konnte, war entsprechend den hier angenommenen Grundsätzen eine höhere systematische Bewertung trotz der Seltenheit der Übergangsformen und der Auffälligkeit des Merkmals nicht möglich.

Was weiter die Gestalt, Größe und Behaarung der Blätter betrifft, so zeigt sich, daß großblättrige Formen mit breiten Lappen bzw. Kerbzähnen von dünner Konsistenz und mit meist schwacher Behaarung in den Alpenländern vorwalten. Sie gehen meist parallel mit hohem Wuchs und kurzglockigem, breitzähnigem Kelch und stellen dann die var. *bavaricum* (F. HERM.) RECH. fil. dar. Die Stengelbehaarung ist hierbei meist ziemlich lang und abstehend, mäßig dicht, seltener abwärts gebogen und locker. Ähnliche Formen treten aber auch noch in den Westkarpaten, ja sogar noch vereinzelt in den Gebirgen der nördlichen Balkan-Halbinsel auf. Sie bilden in mancher Beziehung eine Überleitung zu der westanatolischen ssp. *lydium*. Es liegt nahe, die angedeutete Merkmalskombination mit einem relativ feuchten, kühlen Gebirgsklima in

Zusammenhang zu bringen. Immerhin hat sich aber die Stammpflanze der var. *bavaricum* in zwanzigjähriger Kultur im Garten des Autors neben derjenigen der ssp. *germanicum* in vollkommen typischer Form erhalten. — Starkes Verkahlen aller Teile tritt in den Alpen nicht gerade selten auf, ebenso aber auch in den Sudeten, Karpaten und Südrußland. Erwähnung verdient in diesem Zusammenhang ein Exemplar aus Kärnten: Loibltal, 850 m, leg. Jabornegg, UW, das nicht nur durch die Kahlheit, sondern auch in Tracht und Färbung das sonst vollkommen scharf geschiedene in den südwestlichen Alpen endemische *T. lucidum* L. nachahmt. Hier liegt ein Fall von ungewöhnlich weitgehender Konvergenz vor. — Am Ostrand der Alpen sowohl als auch am Innenrand der Karpaten, ferner in den südlichen Alpentälern und auf der nördlichen Balkan-Halbinsel vollzieht sich ein unmerklicher Übergang in Formen von gedrungenerem Wuchs mit kleineren, relativ dickeren Blättern und beiderseits kräftig ausgebildeter Blattbehaarung. Solche Formen werden in den sommertrockenen Küstenstrichen der Balkan- und Apenninen-Halbinsel vorherrschend: var. *illyricum* Borb et Bornm. (vgl. Degen, Flora velebitica **2** [1937] 584). — Ist der Wuchs weniger gedrungen und zeigt sich zugleich die Tendenz zur Verlängerung der Kelchzähne, so liegt var. *tiroliense* (F. Herm.) Rech. fil. vor. Hierher gehört auch ein guter Teil der von Formanek von der Balkan-Halbinsel wahl- und kritiklos aufgestellten „Unterarten“ und „Varietäten“. Bei der bekannten Mangelhaftigkeit und schlechten Präparation der Formanekschen Belege konnte ich diese nur teilweise auf die Varietäten aufteilen. Den beiden letztgenannten Varietäten entspricht habituell auch die Mehrzahl der ihrer drüsigen Behaarung wegen als var. *glanduliferum* abgetrennten Exemplare. Im östlichsten Teil des Verbreitungsgebietes von ssp. *eu-Chamaedrys*, nämlich in Anatolien, Armenien und Nordpersien, zeigt sich eine deutliche Tendenz zur Verkleinerung der Tragblätter, wodurch ein naher Zusammenhang mit den in diesem Gebiet endemischen Unterarten *syspirense* und *tauricolum* zum Ausdruck kommt.

Aus dem Orient liegen mir noch folgende, zumeist der ssp. *eu-Chamaedrys* nahestehende Exemplare vor, über die ich mir wegen Dürftigkeit des Materials kein abschließendes Urteil bilden konnte. Die östliche Verbreitungsgrenze dieser Unterart bleibt also einstweilen ungewiß. — Anatolien: Mysien, Yildiz (Calvert 373, 394, 398, B — alle kümerlich entwickelt, kleinblättrig, schwach behaart); Bithynien, Olymp (Formanek, MBr), Ismid-Dagh (Forma-

NEK, MBr); Pontus, Josgad, 1600 m (FRÖDIN, MW — der var. *illyricum* nahestehend); Galatien, Angora (BORNMÜLLER 3109, Bo, H u. a. Hb. — ähnlich var *illyricum*, mit var. *glanduliferum* gemischt). — Armenien: Erzerum (CALVERT, H); Sandschak Gümüschkhane, Karagöl-Dagh: Bujuk-Dere supra Artabir (SINTENIS 7006, H — wie var. *illyricum*, aber Tragblätter klein). — Persien: Hasanbali (KNAPP, UW); mittlerer Elburs, Derbend bei Teheran (KOTSCHY 783, MW — ziemlich stark behaart, Tragblätter verkleinert, Scheinähren locker, Blätter am Grunde gestutzt, habituell etwas an ssp. *sinuatum* erinnernd), Keredj-Tal, Hänge des Hesarband (GAUBA 880, Bo — wie voriges); Mazanderan, Talar-Tal zwischen Gaduk und Abbasabad (RECH. fil. 1991, MW — kleine, gedrungene, kleinblättrige Pflanze mit schwacher Behaarung).

Folgende, vom Durchschnitt der als ssp. *eu-Chamaedrys* zusammengefaßten Formen stärker abweichende Exemplare dürften als bloße Standortsformen aufzufassen sein und also keine systematischen Einheiten darstellen.

1. Besonders üppige, hochwüchsige Exemplare, häufig mit verzweigtem Blütenstand. Hierher gehört var. *ramigerum* WIERZB. in ČELAKOVSKY, *Bot. Centbl.* **14** *(1883) 220* aus dem Banat: Orawicza (WIERZBICKI, MW), ferner: Lussin (FRIMMEL, UW — der var. *tiroliense* nahestehend), Istrien: Abbazia (EVERS, UW), „Carniolia" (PITTONI, MW), Herzegowina: Mostar (MAKOWSKY, MW), Montenegro: Njegusi (SZYSZYLOVICZ, MW), Schottland: Perth sh. (coll. ign., MW — keinesfalls spontan).

2. Kleinblättrige, niedere Exemplare, häufig mit verarmtem Blütenstand. Hierher gehört wahrscheinlich var. *microphylla* VIS., Fl. Dalm. **2** (1847) 224. Ein Exemplar aus Lesina (VISIANI, Ha — ohne Varietätsbezeichnung) mit kleinen Blättern, starker Behaarung, entfernten Scheinwirteln stellt möglicherweise ein Originalexemplar dar. Ähnliche Exemplare aus Ligurien: Genua, Valle Bisogna pr. Campo Santo (HAUSSKNECHT, H). In Wuchs und Blattform ähnlich, aber durch schwache Behaarung ausgezeichnet sind die folgenden Belege: Dalmatien: Ragusa, S. Giacomo, in sax. calc. (BORNMÜLLER 1190, Bo). Ins. Cazza, ober der Bucht Kalač (GINZBERGER & TYEBER, UW), Südtirol: Torbole (KOTULA, MW — Kelchzähne sehr lang und spitz), Griechenland: Eurytanien, M. Tymphrestos, 1200 m (RECH. fil. 2856, R — wie voriges), Niederösterreich: Buchberg bei Neunkirchen (SONKLAR, UW — ebenso, aber mit kurzen Kelchzähnen).

3. Eine kleinblättrige, schwach behaarte Form mit weithin kriechenden Sprossen und sehr zahlreichen unterirdischen Ausläufern, offensichtlich bedingt durch den Standort, lockeren Sand. Burgenland: Podersdorf, östl. vom Neusiedlersee (RECH. sen., R).

Folgende Arten, Varietäten und Formen aus der nächsten Verwandtschaft des *T. Chamaedrys* sind mir unbekannt geblieben, da ich keine authentischen Belege untersuchen konnte.

T. pseudochamaedrys WENDEROTH, Flora 9 (1826) 358. „Hoc nomine *Teucrii multiflori* accepimus quocum commutandum non est. *T. Chamaedryi* proximum differt foliis concaviusculis serratis caulibusque pubescenti-canescentibus, calycibus setaceis et corollis pallide rubris". Nach freundlicher Auskunft von Herrn Prof. B. BIJAMSEN in Marburg wird die Pflanze im dortigen Botanischen Garten schon lange nicht mehr kultiviert. Auch Nachforschungen nach dem WENDEROTHschen Herbarium sind bisher erfolglos geblieben. Seine Angaben haben sich vielfach als unzuverlässig erwiesen. — In den Herbarien H und MW liegen als *T. „chamaedryoides"* bezeichnete, sämtlich kultivierte Exemplare, die durch ungewöhnlich langgestreckte Infloreszenzen auffallen, nach Blatt- und Kelchform jedoch zwischen *T. Chamaedrys* ssp. *eu-Chamaedrys* und ssp. *germanicum* intermediär sind.

T. Chamaedrys L. *β acutiloba* VIS., Fl. Dalm. 2 (1847) 224 „foliis acute inciso-dentatis glabratis" von der Insel Lesina. Der Name käme eventuell als ältester an Stelle von var. *oxyodon* HELLER. in Frage.

T. Chamaedrys L. *γ microphylla* VIS. l. c. „floribus longe racemosis, foliis parvis ovato-oblongis acutis apice serrulatis integerrimisque" von Gelsa auf der Insel Lesina. Ob nur Standortsform?

T. Chamaedrys L. var. *serratum* OPIZ, Seznam (1852) 95 (nomen nudum) könnte möglicherweise auch mit var. *oxyodon* zusammenfallen. — Die übrigen von OPIZ l. c. angeführten Varietäten *versicolor*, *coloratum* und *albiflorum* stellen jedenfalls keine eigentlichen systematischen Einheiten dar.

T. Chamaedrys L. f. *foliicomum* BORBÁS ex JÁVORKA, Magy. Flora (1925) 864 „Blätter des Blütenstandes nicht kleiner wie die Stengelblätter" (in Übersetzung).

T. Chamaedrys L. f. *viride* BECK, Ann. Nat. Hofm. Wien 2 (1887) 147 „Folia parce pilosa, subglabra, viridia". In dieser ursprünglichen Beschreibung der Form ist, wie ersichtlich, im Gegensatz zu der späteren (Flora von Niederösterreich) von Drüsen-

haaren nicht die Rede. Ein Original habe ich nicht gesehen. Sollte dieses Drüsenhaare aufweisen, so müßte dieser Name als der ältere streng genommen für var. *glanduliferum* HAUSSKNECHT eingesetzt werden. — „*typicum*“ BECK l. c. (weder als var., noch als forma bezeichnet), „caulis et folia copiose pilosa, canescentia“.

T. Chamaedrys L. var. *villosum* HIRC, Fl. okol. Bakarsk. 107. Möglicherweise älterer Name für var. *illyricum* BORB. & BORNM.?

Nicht zu ssp. *eu-Chamaedrys* gehört hingegen wohl *T. Chamaedrys* L. var. *genuinum* MAIRE ex JAHANDIEZ & MAIRE, Catal. pl. marocc. **3** (1934) 615 (nomen nudum).

a) var. **lucidum** STERNBERG ap. ČELAK., Bot. Centbl. **14** (1883) 220 (non *T. lucidum* L.); HEGI, Fl. v. Mitteleuropa **5**, 4 (1927) 2528.

T. Chamaedrys L. var. *sublucidum* SIMONKAI, Magy. Növenyt. Lap. **3** (1879) 53.

T. Chamaedrys L. var. *glabratum* BECK, Fl. v. Niederöst. 1893, 1022.

Folia supra glabra vel subglabra, margine et subtus ad nervos tantum ± ciliata. Caules et calyces breviter et sparse tantum (saepe retrorse) pilosi.

Gesehene Herbarexemplare: Tirol: Innsbruck, unter der Hungerburg, 800 m (RECH. fil., R). — Salzburg: Paß Lueg bei Golling (PODPĚRA, MBr); Mönchsberg, 500 m (EYSN, UW — Habitus der v. *bavaricum*); Oberndorf (VIERHAPPER sen., UW): in montosis saxosis passim (HOPPE, MW). — Oberösterreich: Reichraming (STEININGER, UW — Habitus der v. *bavaricum*). — Niederösterreich: Waidhofen a. Ybbs (GLATZ, MW), Wien, Schafberg bei Pötzleinsdorf (KRONFELD 242, MW). — Steiermark: Gratwein (PITTONI, MW). — Kärnten: Karawanken, Föhrenwald bei Ferlach (RECH. sen., R), zwischen Bad Vellach und Eisenkappel (RECH. sen., R). — Italien. Prov. Udine, sonnige felsige Abhänge bei Chiusaforte im Canale di Ferro, 550 m (PREISSMANN, MW). — Ostbosnien: Dolnja Tuzla (WETTSTEIN, UW — approx.). — Serbien: Suha Planina, 1500 m (SCHNEIDER 1098, MW). — Siebenbürgen: Rosenau bei Kronstadt, Kalkkonglomerat des Schloßberges (WOŁOSZCZAK, MW). — Bukowina: Butia Poanilor in Pojorata (WOŁOSZCZAK, MW). — Beskid, zahodni: Na Grojni kolo Zywca (WOŁOSZCZAK, MW). — Slowakei: Nova Banja, in querceto collis Kliča supra pag. Sv. Benedik, 400 m (KRIST, UBr). — Mähren: Karpaten bei Vsetin, 350 m (RICAN, UBr); Adamstal bei Brünn (THEIMER, UBr — cum typo); Uh. Brod,

Strani, 400 m (PODPERA, UBr); Trebič, in rup. gneiss. ad fluv. Jihlavka pr. ruinam Kozlov, 370 m (SUZA, UBr); Vinohrady na Kosiši u Prostejava (SPITZNER, UBr); Carolotyni (RUDA, UBr). — Böhmen: Auf dem Laurenzberg in der Podbaba, Scharka, bei Kuchelbad, Königstal, Karlstein (OPIZ, MBr — valde approx.).

b) var. ***oxyodon*** HELDR. & HALÁCSY ap. HAL., Österr. Bot. Zsch. **47** (1897) 324; HAL., Consp. Fl. graec. **2** (1902) 473; HAYEK, Prodr. Fl. balc. **2** (1931) 245.

T. Chamaedrys L. var. *acutiloba* VIS., Fl. Dalm. **2** (1847) 224; HAYEK l. c.?

T. Chamaedrys L. var. *serratum* OPIZ, Seznam 1852, 52?

Folia oblongo-lanceolata glabriuscula, argute profunde serrata, caules breviter pubescentes. Calyx subglaber.

Abbildung: Fig. 1 und 38.

Griechenland: Lakonien, M. Malevo bei Kastanitza (LEONIS, Ha); Pindus: Peristeri, alpine Zone (RENZ, R — approx.). — Italien: Prov. Treviso, Vittorio di Gozzuolo (PAMPANINI, UBr). — Wien, sandige Stellen in der Brigittenau (J. B., MW, UW — approx.).

Die Originale der VISIANIschen und OPIZschen Varietäten habe ich nicht gesehen; sollten sie mit var. *oxyodon* tatsächlich übereinstimmen, so müßte dieser Name einem der älteren weichen.

c) var. ***glanduliferum*** HAUSSKN., Mitt. Thür. Bot. Ver., N. F. **11** (1897) 181; HAL., Consp. Fl. graec. **2** (1902) 473; VANDAS, Reliqu. FORMANEK (1909) 447; HAYEK, Prodr. **2** (1931) 245; RECH. fil. Magy. Bot. Lap. **32** (1933) 43.

T. Chamaedrys L. var. *incisum* HAUSSKN., l. c. (forma foliis profunde incisis).

T. Chamaedrys L. f. *virescens* BECK, Fl. v. Niederösterr. (1893) 1022, sed vix Ann. Nat. Hofm. Wien **2** (1887) 147.

T. Chamaedrys L. var. *subcanescens* FORMANEK, Verh. Nat. Ver. Brünn **37** (1899) 192, p. p.

T. Chamaedrys L. var. *grandifolium* FORMANEK, l. c., p. p.

Indumentum pro maxima parte e pilis longiusculis rigidulis minute glanduliferis consistens. Habitus saepissime varietatis *illyrici*.

Alpenländer: Salzburg: Kalkfelsen bei Lofer, 640 m (NIESSL, UBr — cum typo). — Niederösterreich: Sandige Jagdremisen zwischen Marchegg und Schloßhof (RECH. sen., R);

Wien, Lobau und Freudenau (RECH. sen., R). — Burgenland: Lößhänge zwischen Weiden a. See und Gols (RECH. fil., R). — Kärnten: Sonnige Abhänge bei Peratschitzen, Kalksinter (RECH. sen., R).

Sudeten: Mähren: Uh. Ostroh: Chadichov (PODPĚRA, UBr); Bisenz, Dubrava (PETRAK, Fl. Boh. Mor. exs. 972 — UBr; c. t.); Chrisby, Strabysov, nad Chvalnovem (NÁBĚLEK, UBr); Seva u Monicnova (MIKOŠ, UBr); Turaser Wald (CZIŽEK, UBr); Biskupice na Rohytne-Slatina, in colle serpent. (SUZA, UBr — Kümmerform); Ledenice, biologische Station, 170 m (ZAPLETALEK, UBr); Vlara, in decliv. pr. stationem viae ferr., 500 m (PODPĚRA, UBr. NEVOLE, UBr).

Karpaten: Slowakei: Preßburg, in pratis arenosis ad Zohor (PICBAUER, UBr, PODPĚRA, UBr); Malacky, in areosis ad venaculum Červeni Kriš vers. pag. Hasprunka, 178 m (KRIST UBr); Prievidza, in decliv. gram. m. Vys. Rokoš supra pag. Diviaky 800 m (KRIST, UBr; c. t.), Brežno· Brusno (PODHAJSKÁ, UBr; c. t.); Kalvarienberg bei Neutra, Kalk (RECH. fil., R); Com. Trentschin, in gram siccis ad Bosacam (HOLUBY, MW); Liptovske Hole, in rup. calc. in valle Prosiecka dolina, 650 m (KRIST, UBr; c. t.). — Ungarn: Budapest, Csepel-Insel (TAUSCHER, MW); Cziffer (KRŽISCH, MPr); Eperjes (VESELSKY, MPr; c. t.). — Siebenbürgen· Torda (PAUL, MPr); in herbidis pr. stationem Cojocna-Tunnel, 330 m (NYÁRÁDY, Fl. roman. exs. 1557, MW. UBr; c t.); Com Kolos: Hügel bei Boos. 400 m (FREYN, MBr). — Banat· Orawicza (col. ign., Ha). — Rumänien: Komarnik (LOITLESBERGER, MW). — Dobrudscha· Rassowa (LORENZ, MW; c t.).

Balkan-Halbinsel· Kroatien: In glareosis siccis circa Savam (VUKOTINOVIĆ, MW). — Bosnien: Sarajevo (LAUS, UBr) und Umgebung: Miljackatal (LAUS, UBr; BLAU 762, B), M. Trebević bis 2000″ (BLAU 433, B; MALY, B, UBr); Zenica, Novi Krupa (c. t.), Tunica (c. t.), Trbević et Miljacka pr. Sarajevo, Karaula pr. Travnik (sämtl. FORMANEK, MBr). — Herzegovina. Mostar (SAGORSKI, MW, H; BLAU 1931, B); Podveles bei Mostar (coll. ign., B); Vrbac pr. Konjica (FORMANEK, MBr). — Serbien Belgrad und Umgebung: M. Avala (BORNMÜLLER 59, Bo, MW, UW), Weg nach Vischnitza (BORNM., Bo), Toptschider (DANITSCH, H); Pirot (ADAMOVIĆ, MW); Bor (KOPPE, H); Kragujevac, Boratsch (DIMITRIEW, UW); Vranja (ADAMOVIC, MBr, UW, c. t.); Gorica pr. Niš und Jastrebac (FORMANEK, MBr). — Montenegro: Medun (SZYSZYLOWICZ, MW). — Nordalbanien: Distr. Hasi, steinige

Abhänge am Drin bei Bruti (DÖRFLER 669, UW). — Mazedonien: In silvaticis pr. Kačanik ad fl. Lepenac Scardi, 500 m (BORNMÜLLER 4821, B, H); Valandovo, 400 m (BIESALSKI 317, B); Negorci, bis 1000 m (BIESALSKI 368, B, c. t.); Velestovo pr. lacum Ochrida (BLINOV, UB); Vorberge des Šardagh, trockene Hänge bei Raduše, Serpentin, 400—500 m (BORNM. 1802, Bo, H); M. Galičica, reg. inf., substr. calc. (DIMONIE, MW; c. t.); Dudica et Suha Rupa-Planina pr. Kojinsko, 600—700 m (SCHULTZE-JENA 42, Bo); M. Kaimakčalan, Lichtungen der Kastanienstufe, 600 m (RECH. fil. 3047, R); Karadagh zw. Thessaloniki und Serrai, 500 m (RECH. fil. 9245, R); Üsküb, Dervent, M. Peristeri, Držin, Abdi Paša Han, Baba-Pl., Beles-Pl., Doxa (sämtl. FORMANEK, MBr). — Bulgarien: Razgrad (VELENOVSKY, Hb. Vel. sec. VANDAS in sched. herb. MBr); Varna (STRIBRNY, Vel.); Sreden-Tschiflik bei Russe (RECH. fil. 597, R); Distr. Kazanlyk, in decl. ripae fluvii Tundscha pr. Saltykovo, 500 m (ŠIRJAEV 5025, UBr, c. t.); supra Šipka, 700 m (ŠIRJAEV 1141. UBr); Slivenski-Balkan, l. d. Daulite pr. Sliven, 1000 m (BRIŽICKY, UBr); ad Mon. Sv. Georgi pr. Sliven, 350 m (BRIŽICKY, UBr); Mestra, am Isker (HRUBY 470, UBr, c. t.); Orehovo (URUMOFF, UBr, c. t.); Stara Planina, Sokolskij Monastir pr. Gabrovo, 700 m (ŠIRJAEV 1170, UBr); M. Rhodope, in valle Eli-Dere (FORMANEK, MNr); Stanimaka (STRIBRNY, Vel.). — Thrazien: Westthrazien, zwischen Lignitorichion und Potamos bei Dedeagatsch (RECH. fil. 6115, R); Umgebung von Konstantinopel: (CUMANI. H). in colle Dschamlidscha pr. Skutari (DEGEN, Ha), Bagdsche-köj, bei der Forstlehr-Anstalt (F. HERMANN, Herm.). — Griechenland: Olymp, Bergregion (ADAMOVIĆ 758, UW); Aiwali, in dumetis quercet. sempervir. (HAUSSKNECHT, B, H); Pharsala (HAUSSKN., H); Agrapha [Dolopia], in reg. inf. Pindi ca. mon. Korona, in quercet., substr. schist., 3500′ (HAUSSKN., B, H, MW — Typus der var); Attika, in m. Pateras (HELDREICH, B); in m. Parnes pr. Dekeleiam [Tatoi], pr. Hag. Merkurios (HELDR., B); Euboea: Kurbatzi (WILD, B, Ha), Gipfel des Delphi [Dirphys], 1700 m (LEONIS, Ha, HELDR. 276, B, RECH. fil. 2498, R, c. t.).

Italien: Lucania (GASP...., UW, c. t.); Rom, bei den Katakomben (HELDR., B); Sizilien: Madonie, piano della Foglia (PARLATORE, B; CITTARDA, H), in m. Aetna (PARLATORE, UW); in aridis mont. Mirto (TODARO 689, H); Capri, in m. Solaro (KUEGLER, H, c. t.).

Anatolien: Bithynien: Ismid und auf dem Olymp (FORMANEK, MBr); Gipfel des Gjök-Dagh [Kjell-tepe], 1500—1600 m

(DINGLER 239, c. t.). — Pontus: Amasia, in saxosis, 600 m (BORNMÜLLER 937, Bo, MW); Merziphun (MANNISSADJAN 36, B, MBr, MW); pr. urbem Samsun, 50 m (HANDEL-MAZZETTI 130, MW, UW). — Galatien: Ankara (BORNMÜLLER 3109, B, MW, UW, c. t.).

Ein Teil der anatolischen Exemplare weicht von den europäischen durch verkleinerte Tragblätter ab und nähert sich dadurch



Abb. 1. *T. Chamaedrys* ssp. *eu-Chamaedrys* var. *illyricum*. Dalmatien, leg. BORNMÜLLER (Typus).

habituell der ssp. *tauricolum* HANDEL-MAZZETTI 139 erinnert in Wuchs und Blattform an ssp. *trapezunticum*. Die mit „c. t." bezeichneten Belege wurden zusammen mit nicht drüsentragenden Exemplaren gesammelt, die zumeist zu var. *illyricum* gehören.

d) var. **illyricum** BORB. & BORNM., Österr. Bot Zsch. **39** (1889) 335; HAYEK, Prodr. **2** (1931) 245; JÁVORKA, Magy. Flora 1925, 864.

T. Chamaedrys L. ssp. *illyricum* DEGEN, Fl. Velebitica **2** (1937) 585.

T. Chamaedrys L. var. *villosum* HIRC, Fl. okol. Bakarsk. in Rad. Jugosl. Akad. **69** (1884) 107? (non vidi).

T. Chamaedrys L. var. *revolutum* FORMANEK, Verh. Nat. Ver. Brünn **34** (1895) 325 p. p.

T. Chamaedrys L. ssp. *parvifolium* FORM., l. c., p. p.

T. Chamaedrys L. var. *canescens* FORM., l. c. **33** (1895) 143, non BOISS.

T. Chamaedrys L. var. *subcanescens* FORM., l. c. **37** (1899) 192, p. p.

T. Chamaedry L. var. *grandifolia* FORM., l. c., p. p.

Abbildung: Abb. 1 und Fig. 2 und 39.

Planta pallide virescens pilis densissimis patentibus villosa Verticillastra etiam fructifera approximata.

Gesehene Herbarexemplare: Umgebung von Wien Mödlinger Klause (KERNER, UW), Perchtoldsdorf (MÜLLNER, MW), Brühl (HAYNE, MW), Kalkberge bei Vöslau (H. BRAUN, MW) — Ungarn P. St. Lörincz — R. Keresztur (FILARSZKY & SCHILBERSZKY, UW). — Siebenbürgen. Hammersdorf b. Hermannstadt (SCHUR, MW). — Rumänien Dobrudscha, Rassowa (LORENZ, MW), Tulscha, Steppe bei Malkodz (SINTENIS, B). — Bulgarien: Varna, in pratis marit. (BORNMÜLLER, Bo); M. Rhodope: Kalkfelsen bei Jugovo (F. HERMANN, Herm.), Akbunar pr. Haskovo, „Kavak-Mahale gerem" und „ad aquas calidas pr. Haskovo" (sämtl. PODPĚRA, UBr) — Thrazien: Kalkfelsen südlich der Tschilingos-Bucht (F. HERMANN, Herm.), Gallipoli, ad castra rossica (MALYŠEV 659a, UBr). — Mazedonien: Südliche Rhodopen, Dere Kolo bei Xanthi (RECH. fil. 9486, R), Boz-Dagh bei Drama, unterhalb Granitis, 300 m (RECH. fil. 6240, R); M. Athos, reg. media (DIMONIE, Ha), Hag. Oros, Prodrom, substr. calc. (DIMONIE, UW); Kiel tepe (ABD-UR-RAHMAN-NADJI, Ha); Gjefgjeli (RECH. fil. 1578, R); in m. Dudica et Suharupa-Pl. pr. Kojinsko, 650 m (SCHULTZE-JENA 120, 259, Bo); Allschar, 800—1000 m (SCHEER, Bo); Sv. Gjorgje (RECH. fil. 1585, R); Plaguša-Pl. bei Pobreg (KOPPE, Bo, H); Isvor, Babunica-Tal, sandiger Lehm auf Porphyr, 325 m (MÜLLENHOFF 280, B); m. Vodno pr. Skoplje, 400—600 m (BORNMÜLLER 1801, Bo, H). — Griechenland: Epirus, M Mitzikeli (GUIOL 123/817, B); Thessalien: Pindus dolopicus, in saxosis m. Gionskala pr. Sermeniko (SINTENIS 1177, MBr), M. Pelion (LEONIS, Ha), Akarnanien. M. Voumistos, reg. silv., 850—1500 m (MAIRE 144, Ha); Aetolia ad-

jecta, M. Korax (Heldreich, B, Ha); Phokis: M. Parnass, Gourna reg. abiet. (Heldreich, B), M. Ghiona, reg. silv., 1600 m (Maire 234, Ha); Attika: Parnes, Hag. Merkurios (Heldreich, B), pr. Dekeleia (Tuntas 1017, Ha), M. Gerania Megarae, reg. abiet. (Tuntas 1018, Ha); Peloponnes: M. Olonos, reg. sup. ad Katzeveli, 5500′ (Heldreich, B); Achaia: M. Chelmos (Orphanides, B), M. Panachaikon (Voidia) supra Patras, rup. calc., 1000—1500 m (Halácsy, Ha), M. Kyllene supra Trikkala, 4000′ (Heldreich, B); Arkadia, in rup. calc. pr. Megaspilaison, 800 m reg. abiet. (Halácsy, Ha); Lakonien: Taygetos, Anavryti (Heldreich, B); Korfu, Varypatades (Tuntas 1621, Ha). Euboea: M. Dirphys (Tuntas 1019, Ha), M. Xerowuni (Rech. fil. 2578, R). — Albanien: M. Jablanica, reg. inf. (Dimonie, Ha). Albania borealis: In silva Trepetlika sub m. Mojan (Szyszylowicz, MW), in valle fl. Drin inter Han-i-Spasi et Kuks (Bornmüller, Bo — approx.). — Bertiscus: Südabhang des M. Greben bei Gusinje, 1100 m (Rech. fil. 1586, R). — Montenegro: Krstać (Adamović 362, MW); Njeguši (Pejović, MBr); Rastovadday-Gebirge u. a. O. (Ebel, MW). — Herzegowina: Nevesinje, Abhang des M. Velež, 1000 m (Raap 223, Ha, UW). — Bosnien: Iwanjica (Adamović 325, MW); Kutanja bei Dolnij Vakuf, Kalk, 500 m (Stadelmann, Faltis & Wibiral, UW); Ilica-Gipfel, 1550—1650 m (Handel-Mazzetti & Janchen, UW). — Dalmatien: Jankov-Vrch oberhalb Cattaro (P. Zahlbruckner, MW); Ragusa (Adamović, MW); San Giacomo (Breindl, MW); Kupari (R. Dwořak, MBr); Lapad (Rudolph, Ha), Sv. Petr (Mrkos, UBr); Sabbioncello, Kučiste (Mladineo, MW, approx.); Spalato, Strandfelsen von San Stefano (Bornmüller, Bo — Typus der var.); Curzola (Kirinčić, MW); Lesina, Sv. Nikola (Witting, MW, approx.). — Kroatien: Zengg (Dobiasch, MW); M. Laginac bei Ostaria (Borbás, Ha). — Istrien: Pola, M. Turko, Kalk, 15 m (Freyn, MBr); Fuß des M. Maggiore (Lorenz, UW); Tersatto bei Fiume (Janchen & Watzl, UW); S. Caterina bei Fiume (Smith, R); Duino, Strand (Stadelmann, UW); Ins. Veglia [Krk] am Gabri bei Baška nova (Wołoszczak, MW); Ins. Arbe, Kloster San Euphemia (Morton 94, UW). — Krain: Wochein, Komanj (Derganc, UW). — Italien: Prati secchi di Piave (coll. ign., UW); Abruzzo, Popoli (Sardagna, UW); M. Pisano (coll. ign., MW), Genova (coll. ign., UBr); Sizilien: Novara (Nicotra, Ha), Valdemone, in apricis mont. (Cittarda in Todaro Fl. sic. exs. 689, B, H), Aetna, Waldregion, 1200 m (Ross, H, Strobl, MW); Capri, M. Solaro (Kuegler, B, H); Sardinien: Zwischen Sassari und Osilo (Nicotra, Ha).

— Korsika: Evisa (REVERCHON, Ha), Pinio prope Bastia (MABILLE, UW).

e) var. ***tiroliense*** (F. HERMANN) RECH. fil., comb nov.

T. Chamaedrys L. f. *tiroliense* F. HERMANN, Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **63** (1922) 49.

? *T. Chamaedrys* L. var. *crinitum* BRIQU. ex HEGI Fl. v. Mitteleuropa **5**, 4 (1927) 2528.

Abbildung: Fig. 3 und 40.

Caulis foliaque pilis patulis eglandulosis villosa. Verticillastra omnia vel inferiora quidem remota. Dentes calycini latitudine eorum ± sesquilongiora.

Gesehene Herbarexemplare: Schweiz: Wallis, Visptal (coll. ign., H). — Italien: Südtirol: Bozen, Virglwarte (F. HERMANN, Herm. — Typus der var.), Runkelstein bei Bozen (HERGT, H), Ritten (HAUSMANN 989, B, MW), Weg nach der Mendel vor Matschach (RETZDORFF, B), Tappeinerweg bei Meran (RECH. fil., R), Franzensfeste (HAUSSKNECHT, H), Brixen (HAUSSKNECHT, H), Salurn (SARNTHEIN, UBr), Nordufer des Gardasees (KOTULA, MW), Göller bei Tramin (SABRANSKY, MW), Garda (KERNER, K). — Miserarrano nel Bolognese (FIORI, B): Florenz (HELDREICH, B); Parma (coll. ign., MW); Assisi (NEVOLE, UBr); Colli Euganei, in sax. calc. pr. Teolo (BEGUINOT Fl. it. exs. 1738, UW); Venedig, Lido (PITTONI, MW); Neapel, zwischen Castellamunare und Pimonte (GUADAGNO, Ha); Potenza, M. Cicenillo, 900 m (GAVIOLI, UBr); Triest (VAHL, UBr); Ischia (BOLLE, B); Sardinien: Laconi (ASCHERSON & REINHARD, B). — Korsika (REVERCHON s. u., MPr). — I. Cherso (TOMMASINI, MW). — Ostalpen: Krain: Idria (POULSEN, UBr); Veldes-See (HRUBY, UBr). — Kärnten: Lavanttal, Kasbauer, Kalkstein bei St. Paul (F. HERMANN, Herm.); Teutschach bei Klagenfurt (KRENBERGER, Ha — extreme Form); Hang nördlich des Greuthbaches (LÜTKEMÜLLER, UW). — Niederösterreich: Umgebung von Wien: sonnige Hügel, Kalk (FREYN, MBr), Heuberg bei Dornbach (REUSS, Ha), Bisamberg (DÖRFLER, UBr): Kernhof (PETRAK, UBr): Hainburg a. D. (NABĚLEK, UBr — extreme Form). — Mähren: (K. ROTHE, UBr); Znaim (OBORNY, Ha); Pavlovske Kopce, Neuhäuselberg (PODPĚRA, UBr, c. t.). — Banat: Orszova, Südfuß des Szerlinje-Gebirges (C. KOCH, B). — Balkan-Halbinsel: Mazedonien, Südufer des Doiran-Sees, Granithügel (RECH. fil. 9039, R); Boz-Dagh bei Serrai, 500 m (RECH. fil. 10966,

R); Drenovo, 20 km südlich von Gradsko, 150—350 m (MULLENHOFF 70, B). — Griechenland: Agrapha (HAUSSKNECHT, H). — Bulgarien: Balkan, Kalkhänge bei Tscheregitsch (F. HERMANN, Herm.).

Diese Varietät ist durch starke abstehende Behaarung, entfernte Scheinwirtel, ferner auch durch verhältnismäßig lange,



Abb 2 *T Chamaedrys* ssp *eu-Chamaedrys* var *bavaricum* — Berchtesgaden, leg F HERMANN (Typus)

schmale Kelchzähne ausgezeichnet. Die Grenze gegen var. *illyricum* ist jedoch vielfach nur künstlich auf Grund der entfernten Scheinwirtel zu ziehen.

f) var. ***bavaricum*** (F. HERMANN) RECH. fil., comb. nov.

Syn. *T. Chamaedrys* L. f. *bavaricum* F. HERM. Verh. Bot. Ver. Pro. Brandenburg **63** (1922) 49; F. HERM. l. c. **66** (1924) 85—86.

Abbildung: Abb. 2 und Fig. 4 und 41.

Caulis plerumque elatus ± sparse pilosus. Folia parce breviter pilosa, late ovata, basi late sinuato-cuneata, grosse crenato-lobata, lobis utrinque 3—5 latis crenatis vel incisis saepius obtusis rarius acutiusculis, breviter late petiolata. Calyx breviter campanulatus dentibus triangularibus latitudine eorum vix longioribus. Gemmae rotundatae, obtusae, breviter mucronulatae; labium corollae inferius ad faucem pilis longis dense barbatum. Corollae tubus albus (ex auctore; an semper?).

Gesehene Herbarexemplare: Schweiz: Graubünden, Flims (MOHLIN, UBr); Brandner-Tal bei Brand (F. HERMANN, Herm.). — Tirol: Hölle bei Völs nächst Innsbruck (HANDEL-MAZZETTI, UW). — Bayern: Reichenhall (DOMKE, H; SEEMEN, B, OSTERMEYER, MW); Berchtesgaden (F. HERMANN, Herm. — Typus der Var.; PAUL, MW; KROMAYER, H); Mittenwald, Gsteig, 750 m (F. HERMANN, Herm.); Partenkirchen (F. HERMANN, Herm.; coll ign., H); Wetterstein-Gebirge, Kreuzeck bei Partenkirchen (BRANDT 901, B — appr. v. *lucidum*); München (POULSEN, UBr); Isar-Abhänge (WEISS, H), linkes Isar-Ufer südlich Groß-Hesselohe (VATKE, B). — Salzburg: Paß Lueg bei Golling, 550 m (RECH. fil., R). — Oberösterreich: Höllengebirge (L. RECH., R). — Steiermark. Ennstal bei Purgg (RECH. sen., R), St. Martin a. Enns (RECH. fil., R); Serpentinfelsen bei Traföss unterhalb Bruck a. Mur (PREISSMANN, MW), Graz, Westseite des Schloßberges, 420 m (PREISSMANN, MW); Faal (ZABEO, UBr); Riez (KOCBEK, UW). — Niederösterreich: Umgebung von Wien, am Himmel (SIMONY, MW), Sievering (NEVOLE, UBr); Gumpoldskirchen (TEYBER, UW). Eisernes Tor bei Baden (coll. ign., UW); Reichenau (HALÁCSY, Ha). — Kärnten Gurnitz bei Klagenfurt (JABORNEGG, UW), felsige Abhänge im Grenzgraben bei Pontafel (PREISSMANN, MW); zwischen Kötschach und Laas (RECH. sen., R). — Krain: Idria (FERIANČIĆ, MW). — Mähren: Rohatetz (LAUS, UBr). — Siebenbürgen: Hatseg (POLLAK, UBr). — Ungarn: Com. Heves, m. St. Aegydii terr. Agriensis (VRABELY, K); Szöllös (VÁGNER, K). — Bosnien: Sarajevo (LAUS, UBr). — Kultiviert: Bernburg, Stammpflanze aus dem sogenannten „Küchengarten" bei Görna, wohl aus Bayern stammend (F. HERMANN, Herm.).

II. ssp. ***lydium*** O. SCHWARZ, FEDDE Rep. **36** (1934) 132.

Abbildung: Fig. 5 und 42.

Caules 6—20 cm alti, arcuato-ascendentes, ± tenues, subdense foliati, longe laxe patule vel subretrorse eglanduloso-pilosi, pilis

diametrum caulis plerumque superantibus. Folia late ovata vel ovato-elliptica, latitudine circiter duplo longiora, basi longe arcuato-cuneata, consistentia tenuiter papyracea, in vivo mollia, supra intense viridia, subtus pallidiora, utrinque sparse brevissime hirsuta, saepe valde glabrescentia, utrinque subobtuse 4—6-inciso-serrata, dentibus tertiam partem vel dimidiam latitudinem laminae attingentibus, integris vel breviter incisis vel crenulatis. Nervi laterales utrinque 4—5. Folia floralia a caulinis vix diversa sensim minora flores superantia, omnia apice quidem serrata. Flores longiuscule pedicellati. Verticillastra multiflora, omnes vel superiores quidem racemoso-approximata. Calyx campanulatus, dentes calycini triangulares eorum latitudine sesquilongiores, tenuiter cuspidato-acuminati, margine densissime ciliolati et laxe longe ciliati. Indumentum calycinum laxissimum e pilis brevibus retrorsis consistens, glandulis sessilibus sparse immixtis.

Gesehene Herbarexemplare: Anatolien: Lydien: Smyrna. Nif-Dagh, in pascuis pinetigeris, solo calc. et schist. (600—) 1000—1400 m, 7. VII. 1933 (O. Schwarz 818, Bo — Typus); Bithynien: Troas, M. Ida, in marmoreis pr. Kareikos (Sintenis 586. B, Bo, H, UW). — Griechenland: Samothrake: In lapidosis l. d. Kerasia, substr. silic. (Rech. fil. 9987, R).

Diese Unterart hebt sich zwar von den übrigen anatolischen Rassen des *T. Chamaedrys*, wie schon O. Schwarz erwähnt hat, deutlich ab, ist aber von gewissen Formen der ssp. *eu-Chamaedrys*, und zwar besonders von Schattenformen, wie sie gelegentlich in den Ostalpen und den Gebirgen der Balkan-Halbinsel auftreten, nur schwer abzugrenzen (vgl. Seite 364).

III. ssp. nova ***algeriense*** Rech. fil.

T. Chamaedrys auct. alger.

Abbildung: Abb. 3 und Fig. 6 und 43.

Basi breviter tenuiter lignescens, repens, caespitosum. Caules floriferi humiles, 5—8 cm alti, validi, e basi arcuata suberecti, densissime foliati, pilis albidis rigidis patulis diametrum caulis superantibus et pilis brevioribus ± retrorsis dense obsiti. Folia in sicco membranacea (in vivo certe molliter herbacea) plana vel margine angustissime subrevoluta, basi ± breviter cuneata, copiose longe ciliata, petiolo brevi a lamina vix distincto, breviter ovato-spathulata, apice in inferioribus obtusa, in superioribus acutiuscula, subconcoloria, in sicco utrinque pallide flavescenti-viridia, latitudine ad summum sesquilongiora, ad 15 mm longa, ad 10 mm

lata, pilis longis rigidulis ± patulis utrinque hirsuta, utrinque 6—7-crenato-serrata, vix sublobata, crenis partim incisis vel crenulatis, quartam partem laminae vix attingentibus, nervis secundariis utrinque 3—5 subtus tenuiter prominentibus. Folia flo-



Abb. 3. *T. Chamaedrys* ssp. *algeriense*. Algier, leg. BALANSA (Typus)

ralia calyces subsuperantia, a medio apicem versus omnia crenato-serrata, basin versus integra, crebre ciliata. Verticillastra pauca, omnia capitato-congesta, multiflora. Pedicelli brevissimi usque subnulli. Calyx tubuloso-campanulatus, pilis longis patulis laxe hirsutus. Dentes calycini lanceolato-triangulares, latitu-

dine eorum subduplo longiores, quam tubus vix breviores, margine dense breviter et longe ciliati.

Algérie, pente nord du Gebel Touggourt près Batna, 29. VI. 1853 (BALANSA 827, H, MW — als *T. Chamaedrys*).

Diese Unterart schließt sich zunächst an extreme Formen der ssp. *eu-Chamaedrys* var. *illyricum* an, wie solche z. B. in Sizilien und auf der südlichen Balkan-Halbinsel vorkommen. Es hat mit diesen den kräftigen, gedrungenen Wuchs, die abstehende, lange, ziemlich dichte Behaarung und die blaßgelblich-grüne Färbung der ganzen Pflanze gemeinsam, weicht jedoch durch die sehr langen, schmalen Kelchzähne, die kaum kürzer wie die Kelchröhre sind und durch die wenig zahlreichen, kopfig-gedrängten Scheinwirtel ab. Unter den mir bekannten nordafrikanischen, ja überhaupt westmediterranen Rassen des *T. Chamaedrys* steht ssp. *algeriense* vollkommen isoliert und hat mit keiner von ihnen die geringste Ähnlichkeit. Freilich liegt mir zur Beschreibung nur eine einzige Aufsammlung vor, doch ist eine Variabilität keinesfalls in der Richtung der übrigen westmediterranen Rassen oder Arten zu erwarten, viel eher gegen ssp. *eu-Chamaedrys*.



Abb. 4. *T. Chamaedrys* ssp. *pectinatum* Mentone, leg. RECHINGER fil. (Typus)

IV. ssp. nova **pectinatum** RECH. fil.

T. Chamaedrys BRIQUET, Lab. Alp. marit. 1891: 132 et auct. alp. marit. et ligur., saltem p. p.

Abbildung: Abb. 4 und Fig. 7 und 44.

Basi breviter tenuiter lignescens, multicaule. Caules floriferi valde flexuosi, mediocres usque elati, saepe elongati, 20—30 (—40) cm alti, tenues, ascendentes, densiuscule foliati, subbifariam pilis crispulis longiusculis patulis vel deflexis laxe obsiti. Folia rigide membranacea, plana, basi ciliata longe et late cuneata petiolo tandem a lamina ± distincto, oblongo-ovata, apice obtusiuscula usque acutiuscula, 15—20 mm longa, 7—9 mm lata, supra saturate viridia, pilis perpaucis longiusculis appressis obsita, subtus pallidiora copiose glanduloso-punctulata et secus nervos breviter pilosula, margine utrinque profunde anguste acute 7—8-crenato-serrata, lobulis subregularibus fere pectinatim patentibus, nervis lateralibus angulo peracuto a mediano abeuntibus ± 4, furcato-ramulosis, tenuibus. Folia floralia plana, omnia fere calyces superantia, acutissima, apice ± argute serrata, e basi longe copiose ciliata subrotundato-cuneata ad medium circiter integra, oblongo-ovata usque lanceolata. Verticillastra ± 6-flora, numerosa, inferiora remota, superiora approximata. Indumentum axis inflorescentiae ab eo caulis non diversum sed paulo densius. Pedicelli calyces subaequantes. Calyx tubuloso-infundibuliformis, angustus, glandulis sessilibus aspersus, prope basin et secus nervos pilis perpaucis brevibus retrorsis obsitus, valde glabrescens. Dentes calycini anguste lanceolato-triangulares, sensim acuminati, latitudine eorum usque duplo longiores, saepe dimidiam longitudinem tubi superantes, margine copiosissime brevissime et sparse longe ciliati.

Gesehene Herbarexemplare: Seealpen: Cap Martin bei Mentone, zwischen Gebüsch in Strandnähe, Kalk, 18. VII. 1926 (Rech. fil. 1433, R — Typus); Kalkfelsen des Grammont bei Castellar (Rech. fil., R); Nice (coll. ign., MW), Nice, vallons de St. Etienne et St. Philippe (Durando, MW): „ex alpibus maritimis, in jugo quod interest vallibus Maira et Grana" (I. Ball, MW). — Ligurien: Ventimiglia, trockene Abhänge (Rech. fil. 1388, R).

Ssp. *pectinatum* schließt sich zunächst an ssp. *germanicum* und ssp. *Albarracini* an, mit denen es Blattkonsistenz, flexuosen Wuchs, reichliche Kerbung und die Kelchausbildung gemeinsam hat, nimmt jedoch durch die Blattgestalt eine Sonderstellung ein. Der Blattstiel macht zusammen mit dem ganzrandigen, keiligen Basalteil des Blattes fast die Hälfte der gesamten Blattlänge aus. Die Kerbzähne sind lang und schmal und fast kammartig abstehend. Das von Ball gesammelte Exemplar ist durch gedrungenen Wuchs und breitere Blätter weniger typisch. Bei Santa Anunziata nächst Mentone,

Kalk, 180 m (RECH. fil., R) findet sich eine stark behaarte Form, deren Deutung mir noch zweifelhaft ist. In gewisser Beziehung leitet sie zu ssp. *eu-Chamaedrys* über.

V. ssp. nova ***olympicum*** RECH. fil.

T. Chamaedrys L. var. *glanduliferum* et var. *canum* HAYEK, Beih. Bot. Centbl. **45**, 2 (1928) 294 p. p., nec aliorum.

Abbildung: Abb. 5 und Fig. 8 und 45.

Humile, 4—10 cm altum, subcaespitosum, ramis lignosis tenuibus longiuscule repentibus, floriferis brevibus crassiusculis ascendentibus dense foliatis. Tota planta densissime longissime molliter pilosa, pilis albis interdum glanduliferis. Folia molliter herbacea sed indumento longo denso crassiuscula, semper plana, e basi subtruncata breviter sinuato-cuneata perlate rotundato-spathulata, 7—15 (—20) mm longa et lata, ad tertiam partem (intertum profundius) lobato-incisa, lobis utrinque 4—5, latiusculis, (1—) 2 (—3) mm latis, in foliis maioribus pulchre subregulariter 2—3-crenato-incisis, in foliis minoribus leviter crenatis vel integris. Nervi laterales utrinque ± 5. Folia supra flavescenti- usque canescenti-viridia, laxius pilosa, subtus indumento densissimo longissimo nitente cana. Petiolus lamina vix brevior. Folia floralia similia, subabrupte minora et an-



Abb. 5. *T. Chamaedrys* ssp. *olympicum* RECH. f. — Thessalien: Olymp, leg. HANDEL-MAZZETTI (Typus).

gustiora, omnia inciso-crenata, infima calyces superantia, suprema aequantia. Verticillastra densi- et multiflora, vulgo valde approximata. Calyx campanulato-infundibuliformis, intense purpureo-violaceus, ± dense patule pilosus, pilis partim brevibus partim longioribus, glandulis sessilibus praeterea copiose immixtis. Dentes calycini triangulari-lanceolati, subaequales, sensim longe acuminati, latitudine eorum circiter sesquilongiora, tubo calycino vix breviores, margine densissime breviter et longe ciliati, ciliis longis partim glanduliferis.

Gesehene Herbarexemplare: Griechenland, Thessalien: In m. Olympo, locis lapidosis pr. Kalyvia Malta, substr. calc., 1500 m, 25. VII. 1927 (HANDEL-MAZZETTI, MW — Typus, teils als var. *glanduliferum*, teils als var. *canum* bestimmt); M. Olymp, Hag. Dionysios (BORNMÜLLER & SINTENIS 1410, Bo).

Diese Rasse ist vor allem durch den gedrungenen, fast rasigen Wuchs, die ungewöhnlich breiten, breit-abgerundet spateligen Blätter und das außerordentlich dichte, lange, etwas glänzende Indument sehr ausgezeichnet Habituell kommt ihr ssp. *algeriense* am nächsten, ohne sie auch nur in einem dieser Merkmale zu erreichen. Die Behaarung besteht an einigen Individuen aus drüsenlosen, an anderen aus genau gleichgestalteten, mit winzigen Drüsenköpfchen versehenen Haaren, was offenbar Anlaß zu den zweierlei Bestimmungen gegeben hat.

VI. Ssp. nova ***trapezunticum*** RECH. fil.

T. Chamaedrys HANDEL-MAZZETTI, Ann. Nat. Mus. Wien **23** (1909) 184 p. p.

Abbildung: Fig. 9 und 46.

Basi breviter vel vix lignescens. Caules floriferi crassi, e basi geniculata stricte erecti vel subarcuati, simplices vel superne breviter ramosi, statura mediocri (± 20 cm), saepe subbi- vel quadrifariam densiuscule patule molliter pilosi, pilis caulis diametro brevioribus. Folia in sicco crassiuscule membranacea, in vivo evidenter mollia indumento discoloria, e basi late sinuato-cuneata ovato-spathulata, apice rotundata latitudine circiter sesquilongiora, ± 20 mm longa, 12—15 mm lata, lobato-incisa, lobis tertiam partem latitudinis laminae attingentibus, subirregularibus, apice ± breviter crenatis vel incisis. Indumentum foliorum longum subappressum, supra laxum, subtus in tomentum densum canescentem ± intertextum. Nervi secundarii utrinque ± 5, irregulariter furcati. Petioli breves, saepius folio cuneato a lamina

vix separati. Folia floralia omnia fere flores superantia, inferiora a caulinis superioribus vix diversa, superiora sensim angustiora, a basi longius integra, apice serrulata vel incisa tantum, saepe longitudinaliter plicata vel subcymbiformia, omnia copiose pilosa et ± ciliata. Verticillastra in extremis caulibus et ramis approximata interdum subcapitato-congesta. Calyx oblongo-campanulatus longe laxe patule pilosus. Dentes calycini latitudine eorum ad minimum 1½-plo longiora, longe tenuiter rigide acuminata, longitudine ¾ tubi calycis aequantes, margine sparsissime longe ciliata vel interdum glabra, sine ciliis brevibus.

Gesehene Herbarexemplare: Nordost-Anatolien: Trapezunt, Mataradjik (SINTENIS 1384, B, MW, UW — Typus), Trapezunt, Dscheviślik, in apricis (SINTENIS 3424, MBr, H), pr. urbem Trapezuntum, ad rupes litoreos versus opp. Platana, substr. erupt., 10—50 m (HANDEL-MAZZETTI 265, MW, UW).

Ssp. *trapezunticum* stimmt habituell weitgehend mit ssp. *nuchense* überein, unterscheidet sich jedoch von dieser durch die viel reichlichere, längere Behaarung aller Teile, besonders der Blattunterseite, vor allem aber durch die Gestalt und Länge der Kelchzähne, ferner durch die lappige Ausbildung des Blattrandes und den mehr spatelig-eiförmigen Blattumriß. Bei HANDEL-MAZZETTI 265 ist die Behaarung besonders lang und dicht, bei SINTENIS 3424 weniger stark als beim Typus. Bei den beiden letztgenannten Nummern zeigen sich am Rand der Kelchzähne Andeutungen der dieser Unterart sonst fehlenden kurzen Wimperchen zwischen den üblichen langen. — Bei dieser Rasse kommen gelegentlich an allen Teilen einzelne eingestreute Drüsenhaare vor.

VII. Ssp. **nuchense** (C. KOCH) RECH. fil., comb. nov.

T. nuchense C. KOCH, Linnaea **21** (1848) 704; BORNMÜLLER, Mitt. Thür. Bot. Ver., N. F. **37** (1927) 6.

T. Chamaedrys BOISS. Fl. or. **4** (1879) 816 et auct. caucas. p. p.

Abbildung: Abb. 6 und Fig. 10 und 47.

Basi ut videtur breviter tantum lignescens. Caules floriferi crassi, e basi geniculata stricte erecti, superne saepe breviter ramosi, valde elati, 30—40 cm alti, saepe subbi- vel quadrifariam pilis mollibus crispulis deflexis diametro caulis vulgo brevioribus laxiuscule obsiti. Folia in sicco crassiuscula (in vivo evidenter mollia) concoloria, e basi late et longiuscule (saepe sinuato-) cuneata breviter elliptica, apice rotundata, latitudine 1½(—2)-plo longiora, (15—) 20 (—25) mm longa, 8—14 mm lata, circumcirca subregu-

lariter breviter crenato-serrata, crenis integris utrinque 10—12, 1—1½ mm latis. Nervi secundarii utrinque ± 5, profunde furcati. Petioli breves, a lamina cuneata saepe vix disticti, in foliis infimis tantum bene evoluti, ad 3 mm longi. Indumentum foliorum breve, patulum, supra valde laxum, subtus densiusculum, ciliae ad basin foliorum et ad petiolum quam in subspeciebus plurimis ceteris parciores et multo breviores Folia floralia basi cuneata vel subrotundata, margine ciliata a basi ad medium usque integra, infima flores superantia, superiora cymbiformia, ovato-lanceolata, apice tantum breviter serrata, suprema integra, apice saepe bifida. Verticillastra multiflora, ad extremos ramos ± congesta. Pedicelli calyce saepius manifeste breviores. Calyx campanulatus, pilis deflexis brevibus laxis saepe secus nervus tantum obsitus. Dentes calycini triangulares, latitudine eorum vix longiores, dimidiam longitudinem tubi circiter aequantes, breviter acuminati, margine sparse longe rigide ciliati, ciliolis brevibus nullis vel sparsissimis.

Gesehene Herbarexemplare: „Nuchi" (K. Koch, B — Typus); Khanat Scheki auf Jurakalk, 3000′



Abb 6 *T Chamaedrys* ssp *nuchense* – Nuchi, leg C. Koch (Typus)

(K. KOCH in Linnaea l. c.); Autenbaschi (K. KOCH, B — als *T. Chamaedrys*, resp. *pseudochamaedrys*). Westliches Transkaukasien: Kutais, trans fluv. Zithela-Zehali (BUSCH, UW); West-Kaukasus: Tuapse supra mare (PODPERA, UBr); Nordhang des zentralen Kaukasus, Kislowodsk (ALLIK, UW p. p.); Piatigorsk (LITWINOW, MBr p. p.); Digorien [Ossetien], in steppis montanis vallis Urusch (WIŠNIEWSKI 496, H); Grusia (KRATKY, MPr). „Regio caspica" (WIEDEMANN, B). — Konstantinopel (CUMANI, H).



Abb 7 *T Chamaedrys* ssp. *syspirense* — Ipir, leg C. KOCH (Typus)

Diese Rasse ist durch ihren hohen, dicken aufrechten, oberwärts oft kurz verzweigten Stengel, die kurz elliptischen, reichlich und fast gleichmäßig gekerbtgesägten Blätter mit undeutlicher bis fast fehlender basaler Wimperung, die kahnförmig die Blüten einschließenden, vom Grund bis über die Mitte ganzrandigen oberen Tragblätter sowie durch die ungewöhnlich kurzen, am Ende der Stengel und Äste zusammengedrängten Blütenstände so gut gekennzeichnet, daß man sie ohne weiteres als selbständige Art betrachten könnte. Mit ssp. *trapezunticum* hat sie jedoch das Merkmal der nicht oder kaum ciliolierten Kelchzähne gemeinsam.

Die im folgenden zusammengestellten Belege erweisen sich bei zumeist typischer Blattform und Blattkerbung in einer oder mehreren Beziehungen vom Typus abweichend. Manche zeigen niedrigen Wuchs oder verlängerte Infloreszenzen oder nicht die typische Ausbildung der Hochblätter oder längere abstehende Behaarung, andere wieder zeigen Andeutungen von Wimperchen an den Kelchzähnen, wodurch sie mehr oder minder zu ssp. *eu-Chamaedrys* überleiten. Man vergleiche im übrigen die Auseinandersetzung auf Seite 342—343.

Kaukasus: (misit LEDEBOUR, B; BAYERN, MW); Kislowodsk (ALLIK, UW, p. p.), Piatigorsk (LITWINOW, MBr, p. p.), Naltschik (KUSNEZOW, B), Süd-Ossetien, 1900 m (BUSCH, B).

VIII. Ssp. ***syspirense*** (C. KOCH) RECH. fil., Ann. Nat. Mus. Wien **51** (1941).

T. Syspirense C. KOCH, Linnaea **21** (1848) 704; BORNMÜLLER, Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **37** (1927) 6—7 excl. specim. syriaca.

T. Chamaedrys L. var. *canum* BOISS., Fl. or. **4** (1879) 816 p. p., non *T. canum* FISCH. & MEY.

Abbildung: Abb. 7 und Fig. 12 und 48.

Basi breviter lignescens. Caules floriferi ascendentes vel suberecti, mediocres, ± 20 cm alti, sat tenues, ± flexuosi, pilis mollibus canescentibus subdeflexis vel patulis saepe ± crispulis (in planta typica caulis diametro semper evidenter brevioribus, in var. *hirta* longioribus) ut folia et calyces dense obsiti, subtomentosi. Folia membranacea, plana, ovato-spathulata usque oblongo-ovata, infima basi breviter late sinuato-cuneata, apice latiuscule rotundato-acuminata, latitudine 1½ (—2)-plo longiora, supra sordide viridia, subtus indumento densiore cana, mediocria, 10—15 (—20) mm longa, 7—10 mm lata (infima in speciminibus typicis autem deficientia) subregulariter crenulato-serrata vel sublobata, crenis utrinque ± 6 raro plus quam quartam partem laminae attingentibus, integris, rarius crenatis vel lobulatis. Nervi laterales utrinque ± 5, saepe furcati, supra immersi subtus prominentes, indumento saepe ± occultati. Indumentum foliorum supra laxiusculum subappressum, subtus densum, ± velutino-tomentosum patulum usque subappressum (in var. *hirsuta* longissimum et saepe densius). Petioli foliorum infimorum quidem a lamina bene distincti, breves, tertiam circiter partem longitudinis (raro dimidium) laminae attingentes. Ciliae basales foliorum indistinctae, interdum subdeficientes. Folia floralia subito diminuta, plurima quam calyces breviora, cuneato-obovata usque lanceolata, acuta, apice tantum serrata, summa lanceolata integra, omnia plana. Pedicelli inferiores calyces aequantes. Verticillastra 4 (—6)-flora omnia vel inferiora et media quidem remota, racemum laxum saepe elongatum formantia. Indumentum axis inflorescentiae quam caulis longius, densius, magis patulum. Calyx tubuloso-campanulatus, saepissime purpureo-violaceo-suffusus, pilis mediocris mollibus deflexis vel subpatulis sat dense obsitus glandulis sessilibus immixtis. Dentes calycini triangulares longiuscule acuminati, latitudine eorum cir-

citer sesquilongiores, longitudine dimidium tubum superantes, margine densissime brevissime et sparse longe ciliati.

Gesehene Herbarexemplare: Anatolia (WIEDEMANN, MW — *hirs.*). — Phrygien: Caraja, Kalkhügel (WARBURG 1092, B — *hirs.*); Eskischehir, Konia-Linie, vulkanische Hügel (WARBURG 1036, B — Kümmerform); Sultan-Dagh, oberhalb Tschai (BORNMÜLLER 5422, Bo). — Galatien: Lokman bei Amasia (MANISSADJAN 3 c, p. p., MBr — *hirs.*); in valle Kavaklidere pr. Ankara (BORNMÜLLER 14 553, B, Bo — *hirs.*); bei Kaledjik, 1000—1200 m (NOWACK 20 [31], B), in m. Kyrkkys-Dagh pr. Kalečik, 1000 m (BORNMÜLLER 14 553, Bo — *hirs.*). — Cappadocien: Erdschias-Dagh, zwischen Felsen des Kartyn- und des Pelikartyn-Dagh, 2200—2300 m (ZEDERBAUER MW, UW — ± *hirs.*); Ali-Dagh, a 7 km Est de Cesarée (BALANSA 1067, MW). — Paphlagonien: Tossia, Tschinonbaba (SINTENIS 4525, Bo, MBr — *hirs.*); in vinetis derelictis ad Čankri, 800 m BORNMÜLLER 14 528, Bo, MW — *hirs.*); in collibus pr. Kočhissar [Ilkas], 1000 m (BORNMÜLLER 14 551, Bo — *hirs.*); Wilajet Kastambuli, Küre Nahas, ad Eskitschai (SINTENIS 4525 b, H). — Pontus: Amasia (WIEDEMANN 406, MW — *hirs.*), Amasia, in apricis m. Krklar (BORNMÜLLER 936, 938, B, Bo, MBr, MW, H, UW — *hirs.*); Tokat (WIEDEMANN 406, B — *hirs.*). — Armenien: In m. Göldagh (BORNMÜLLER 3515, H, MW, UW), in rupestribus pr. Baibout (BOURGEAU, MW); Egin, Kemergoep, in lapidosis (SINTENIS 2631, B, Bo, MBr, MW, UW, H — Habitus einer Schattenform); Sipikor, in declivibus montium (SINTENIS 3249, H); Sandschak Gümüschkhane, Jorda, in declivibus sax. (SINTENIS 6099, H, MBr); Sber, im Tschoruk-Gebiet; Ispir (auf demselben Bogen noch mehrere Zettel, zwei davon mit der Angabe „unteres Tschaban-Tal 2. VIII. 1843"); Tschabantz (sämtl. K. KOCH, B). — Persien: (BUNGE, B — ± *hirs.*; dichte Infloreszenz); Elburs, in valle fl. Sefidrud pr. Rudbar, 300 m (BORNMÜLLER 7964, Bo); Khorasan: in montibus inter Budjnurd et Morawe Tappeh, 1300 m (RECH. fil. 1883 — typ., 1872 — *hirs.*, MW). — Im Gaue Sber, sehr häufig, auf Porphyr, 3000—6000′ (K. KOCH, Linnaea l. c.). — Cilicia: Sara pr. Ermenek (PERONIN, MPr — *hirs.*, — Typus von var. *gymnobotrys* ČEL.).

Transkaspien: Aschabad, Suluklü [Saratowka] ad fines Persiae, in montibus Messinew (SINTENIS 1054, B, Bo, MW, UW — *hirs.*; Infloreszenz dicht); Kisil-Arwat, Karakala, in m. Sundsodagh (SINTENIS 1718, Bh, H — *hirs.*); Distr. Krasnowodsk, dit. Karakalinsk, in angustiis Joldere (MICHELSOHN ap. LIPSKY 3147, UBr —

hirs.). — K r i m · (Pareyss 48, MW — Typus der var. *hirsutum*); Abhänge des Sokoll bei Sudak (Callier 1896/260, B, H, MW, UW, R); Sudak, felsige Berghänge bei der Kolonie (Callier 1895/s. n., Ha — dichte Infloreszenz); in rupibus circa fontes Salgiri supra pagum Ajan (Callier 1900/823, Ha, MW — *hirs.*); Sewastopol (D'Urville, B). — K u l t i v i e r t : Zöschen, hort. Diek Nr. 18, angeblich aus dem Taurus stammend.

Fast alle Stücke aus der Hand C. Kochs sind fragmentarisch. Außer den oben aufgezählten Exemplaren ist im Herb. B ein weiteres mit dem Typus des *T. nuchense* auf einen Bogen geklebt worden. Bei allen Exemplaren fehlen die unteren Blätter. Meine Beschreibung ist in dieser Hinsicht nach den oben zitierten nordanatolischen Exemplaren ergänzt. — Bornmüller l. c. verdanken wir den Nachweis, daß Boissier unter seinem *T. Chamaedrys* var *canum* das typische, von der hier in Rede stehenden Pflanze scharf verschiedene *T. canum* Fisch. & Mey., *T. syspirense* C. Koch und anscheinend noch weitere Formen des *Chamaedrys*-Kreises konfundiert hat.

Kochs Originale unterscheiden sich von der Mehrzahl der übrigen von Bornmüller und mir zu *T. syspirense* gerechneten Exemplare durch das kürzere Indument aller Teile. Solche kurzer behaarte Formen sind anscheinend seltener wie langhaarige. Letztere lassen sich als var. *hirsutum* Čelak. unterscheiden:

var. ***hirsutum*** Čelakovsky, Bot. Centbl. **14** (1883).

T. Chamaedrys L. var. *gymnobotrys* Čelak., l c.

Indumentum omnium partium longius, plerumque etiam densius. — Die zu dieser Varietät gehörigen Exemplare sind im Fundortsverzeichnis durch „*hirs.*" kenntlich gemacht.

Die Tatsache, daß ein so scharfsinniger Beobachter wie Čelakovsky die selbe Abart zweimal beschrieben hat, ist offenbar durch den verschiedenen Entwicklungszustand der beiden Exemplare zu erklären, sowie durch das zu seiner Zeit noch äußerst dürftige orientalische Vergleichsmaterial. — Die im Vergleich zu den Stengelblättern stark verkleinerten, ganzrandigen oberen Tragblätter. auf die Čelakovsky bei der Aufstellung seiner var. *gymnobotrys* besonderen Wert legt, finden sich auch bei var. *hirsutum*, nur fällt dies bei der am Beginn der Anthese stehenden Pflanze von Pareyss aus der Krim viel weniger auf, als bei der fast abgeblühten aus Cilicien von Peronin. Die Blätter der cilicischen Pflanze sind etwas breiter und kürzer als die der Krim-Pflanze und am Grund plötzlicher verschmälert. Dies trifft überhaupt für die Mehrzahl der

anatolischen Exemplare zu. Es kommt hierin der schon mehrfach betonte nahe Zusammenhang mit ssp. *tauricolum* zum Ausdruck.

Wie viele Rassen des *T. Chamaedrys* ist auch ssp. *syspirense* so gut gekennzeichnet, und zwar durch sein dichtes, abstehendes Indument und die lockeren, verlängerten Blütenstände mit stark verkleinerten Tragblättern, daß man es als selbständige Art auffassen möchte, wozu auch Bornmüller l. c. neigt. Nun finden sich aber unter dem relativ reichlichen mir vorliegenden Material mehrere Exemplare, die den nahen Zusammenhang dieser Rasse — einerseits durch verkürzte Infloreszenzen, zerstreutere, mehr rauhe Behaarung, größere Tragblätter und vom Blattstiel weniger deutlich abgesetzte Blattflächen mit ssp. *eu-Chamaedrys*, andererseits durch stärkeres Verholzen der Basis und kürzere, lockere Behaarung mit ssp. *tauricolum* dartun — ohne daß diese Exemplare (soweit dies nach Herbarexemplaren zu beurteilen ist) als primäre Hybriden zu deuten wären. Daher fasse ich *T. syspirense* als Unterart auf.

IX. Ssp. nova ***tauricolum*** Rech. fil.

T. Chamaedrys Boiss., Fl. or **4** (1879) 816 p. p. et var. *canum* Boiss. l. c., p. p. — non *T. canum* Fisch & Mey.

T. Chamaedrys L. var. *australis* Boiss. ap. Kotschy in sched.

T. syspirense Bornm., Mitt. Thür. Bot. Ver., N. F., **37** (1927) 7 p. p. quoad pl. syriacas.

Abbildung: Fig. 13 und 50.

Basi longe lignescens, multicaule ± caespitosum. Caules floriferi tenues, ascendentes, humiles, 3—12 (—20) cm longi, densiuscule retrorse usque ± patule pilosi, pilis diametrum caulis ad summum aequantibus. Folia in sicco membranacea, plana, in vivo evidenter mollia, concoloria, saturate vel flavescenti-viridia, e basi vix ciliata late breviter sinuato-cuneata vel fere subtruncata, breviter ovato-spathulata, latitudine vix usque quarta parte (raro dimidio) longiora, parva, 6—12 (raro —15) mm longa, 5—9 (—12) mm lata, ad tertiam circiter partem anguste lobato-incisa, lobis utrinque 4—5, acutiusculis saepe apice subregulariter crenulato-incisis. Nervi secundarii utrinque 3 (—4), saepius profunde furcati, subtus tota longitudine tenuiter sed valde distincte prominentes. Indumentum foliorum utrinque densiusculum e pilis perbrevibus rigidulis consistens. Petioli plerumque a lamina distincti, ad summum dimidium longitudinis laminae attingentes.

Folia floralia quam caulina subabrupte minora, infima tantum flores subaequantia, superiora multo breviora, obovata vel obovato-cuneata, vel -lanceolata, omnia plana, argute inciso-serrata, non ciliata. Verticillastra pauci-(2—4)-flora, remota, etiam in speciminibus macris stationum elatiorum apricorum non congesta. Calyx longiuscule pedicellatus, pedicello calycem ± aequante, tuboloso-campanulatus, fructifer patulus vel subcernuus, virescens vel pallide roseo-suffusus, pilis brevibus patulis vel ± retrorsis glandulisque sessilibus obsitus. Dentes calycini latitudine eorum circiter sesquilongiores, dimidiam circiter longitudinem calycis aequantes, margine pilis brevibus a ceteris non diversis ciliati.

Gesehene Herbarexemplare: Zilizien: Taurus (Kotschy 1836/439, MW), alpes Bulgardagh, in apricis collinis ad pagum Güllek frequens, 3500′ (Kotschy 77a, MW — Typus). Tarsus, Güllek Boghaz, 1160 m (coll. ign., H). Aladagh, Emli Boasi, *Abies cilicica*-Wald, 2050 m (Ellenberg 104, Bo), ebendort, östlich Lager I, 2300 m (Ellenberg 104, Bo), ebendort, Čemis Deresi, 2200 m (Ellenberg 1007, Bo), Taurus cataonicus, m. Nimrud-Dagh pr. vicum Kjachta, distr. Mamuret-ül-Asis, in lapidosis calc., 1600—2250 m (Handel-Mazzetti 2103, MW, UW), in petrosis calc. m. Achyr-Dagh (Akker-Dagh) supra Marasch, 4000′ (Haussknecht, H, MW). — Syria borealis: M. Amanus pr. Bailan, in devexis m. Agnisch Gaya, 3000′ (Kotschy 1862/233a, MW).

Diese Rasse ist gegenüber ssp. *eu-Chamaedrys* gekennzeichnet durch das starke Verholzen, die kleinen, kurzen, plötzlich verschmälerten Blätter mit deutlich von der Blattfläche abgesetztem Blattstiel, mit unterseits fein aber kräftig vorspringender Nervatur und mit schmalen spitzen lappigen Kerben, durch die stark verkleinerten Tragblätter, die armblütigen, locker angeordneten Scheinwirtel und das gleichmäßig kurze Indument aller Teile. Mit ssp. ***sinuatum***, das sich zunächst östlich anschließt, besteht wohl die nächste Verwandtschaft (man vergleiche darüber unter dieser Unterart). Mit ssp. ***syspirense*** besteht die Gemeinsamkeit der lockeren Scheinwirtel und der stark verkleinerten Tragblätter, doch weicht ssp. *tauricolum* davon durch kürzeres, spärlicheres Indument, Blattform und Blattnervatur deutlich ab. — Die zitierten Ellenbergschen Exemplare stellen extreme Gebirgsformen mit nur wenige Zentimeter hohen Blütenstengeln und z. T. winzigen Blättern dar. Sonst sind sie aber in jeder Beziehung vollkommen typisch.

var. nov. ***glaberrimum*** Rech. fil. — A ssp. *tauricolo* typica non differt nisi caulibus brevissime sublaxius pilosis, foliis gla-

berrimis, calycibus (intense purpureoviolaceis) perbrevissime laxissime tantum pilosis.

Syria borealis: Amanus occidentalis supra Arsus, in collinis apricis Ursusa, 2000′ (Kotschy 1862/149, MW).

Die folgenden Belege stellen Übergangsformen zu ssp. *eu-Chamaedrys* dar. Man vergleiche im übrigen Seite 343.

Cicilien: Güllek-Tepe, 1100 m (Siehe 1895/449, H, MW — Habitus einer Schattenform); Anatolia (Wiedemann, B, MW, UM), Pamphylien oder Pisidien: Piankaifa (Luschan 184, UW); Lycien: Elmalu (Bourgeau 214, B, H, MW); Paß zwischen Baschibunar und Girdet Laillah; Goslar; Gusuva; Sabaichi Laillah (sämtl. Luschan, UW).

Die folgenden Belege neigen durch dichte Behaarung zu ssp. *syspirense*: Pamphylien und Pisidien: Aglassan (Heider, MW); Paßhöhe über Karaköi, 616 m (Luschan, MW); Klosterruine ober Owadjik, 100 m (Luschan, UW).

X. Ssp. ***sinuatum*** (Čelakovsky) Rech. fil., comb. nov.

T. sinuatum Čelak., Bot. Centbl. **14** (1883) 218; Boiss. Fl. or., Suppl. (1888) 363.

T. Chamaedrys L. var. *australis* Boiss. in sched.

T. divaricatum Rech. fil., Ann. Nat. Mus Wien **49** (1939) 278, non Sieb. ex Boiss.

Abbildung: Fig. 14 und 51.

Basi longe lignescens, non stoloniferum. Caules floriferi arcuato-ascendentes, elati, proportione tenues, (20—) 25—40 cm alti, internodiis longis, laxe foliati, laxiuscule usque densiuscule breviter retrorse pilosi, pilis diametro caulis semper brevioribus mollibus. Folia membranacea, plana, e basi late sinuato-cuneata vel subtruncata breviter rotundato-spathulata, longitudine non (usque ad summum sesqui-) longiora, in sicco subflavescenti-viridia, subtus pallidiora, magna, 12—25 mm longa et lata, ad tertiam usque partem grosse late obtuse crenato-incisa, crenis vel lobis utrinque usque 6, interdum crenatis vel leviter incisis. Nervi laterales utrinque $\pm$ 4, nonnulli profunde furcati, subtus tenuiter sed distincte prominentes. Petioli a lamina distincti, in foliis inferioribus dimidiam longitudinem laminae aequantes. Indumentum foliorum brevissimum laxissimum, supra saepe fere evanescens subtus ad nervos et in margine interdum manifestius, glandulae sessiles copiosae. Lamina basi et petioli non ciliati. Folia floralia infimis exceptis abrupte minora, brevissime petiolata, e basi

cuneata vel rotundata ovata vel ovato-lanceolata, a basi usque ad medium vel summa omnino integra, apice tantum breviter incisa vel mucronulata, quam caulina densius et longius pilosa, quam calyces breviora, omnia plana. Verticillastri multi-(usque 6—8-)flori, omnes remoti racemum valde elongatum laxum formantes. Indumentum axis inflorescentiae quam caulis subdensius, longius, magis patulum. Pedicellus calycem saepe aequans. Calyx tubuloso-campanulatus, pilis mediocribus patulis vel subreflexis densiuscule obsitus, glandulis sessilibus copiose immixtis. Dentes calycini triangulari-lanceolati latitudine eorum circiter sesquilongiores, vix dimidiam longitudinem tubi aequantes, subinaequales inferiores quam superiores angustiores omnes margine dense brevissime et sparse longe ciliati.

Gesehene Herbarexemplare: Kurdistan: In rupestribus m. Gara, 2. VIII. 1841 (Kotschy 351, MW — Typus); in Karduchia ad Musch, in devexis montium, 4500′ (Kotschy 1859/Suppl. no. 692, MW); Bitlis (Kulzer, UM); Mezra'a-i-Nazar, 14 km ssw. von Karasu-i-Sifla, 1250 m (Frödin 1939/285, Upsala); 6 km östl. von Siirt, 1150 m (Frödin 1936/203, MW, Ups.).

Ssp. *sinuatum* wurde von Čelakovsky unter Hinweis auf die auffallenden Eigentümlichkeiten in Wuchs, Blattform, Behaarung und Ausbildung der Blütenstände und Kelche als Art beschrieben. Die beiden weiteren von mir hierher gestellten Exemplare, die ebenfalls aus Kurdistan stammen, haben die Mehrzahl der für *T. sinuatum* charakteristischen Eigenschaften mit diesem gemeinsam, neigen jedoch habituell etwas zu ssp. *gymnobotrys*, Frödin 285 zu dessen var. *glaberrimum*. Daher halte ich die Bewertung als Unterart des *T. Chamaedrys* für gerechtfertigt. — Was die Unterscheidung von ssp. *eu-Chamaedrys* betrifft, verweise ich auf die ausführlichen Erörterungen von Čelakovsky, l. c. 219.

XI. Ssp. ***germanicum*** (F. Hermann) Rech. fil., comb. nov.

T. Chamaedrys L. f. *germanicum* F. Hermann, Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg **63** (1922) 48; l. c. **66** (1924) 85—86; Hegi, Ill. Flora v. Mitteleuropa **5**, 4 (1927) 2529.

T. Chamaedrys auct. germ., helv., gall. p. p.

Abbildung: Abb. 8 und Fig. 15 und 52.

Basi breviter lignescens. Caules floriferi plerumque humiles, 10—15 cm alti, tenues, flexuosi, arcuato-ascendentes, pilis brevibus retrorsis laxiuscule obsiti, interdum pilis nonnullis longioribus patulis immixtis. Folia crassiuscula, in sicco rigide coriacea,

margine incrassata et saepe ± subrevoluta, supra laete viridia, in vivo nitentia, valde laxe breviter pilosa usque subglabra, subtus pallidiora, ad nervos brevissime appresse sparse pilosa, glabrescentia et glandulis sessilibus ± immersis sat copiose obsita, parva 1,5 (—2,5) mm longa, 6—8 (—10) mm lata, apice acutiuscula, basi late breviter cuneata, in petiolum distinctum 2—3 (—5) mm longum



Abb. 8 *T Chamaedrys* ssp *germanicum* Neinstedt, leg F HERMANN (Typus)

contracta, nervis utrinque 5(—6), subtus crasse prominentibus. supra profunde immersis, utrinque subregulariter obtuse vel acutiuscule (5—)8-crenato-serrata, crenis angustis 1(—2) mm latis, 1—2 (—3) mm longis. Folia caulina in floralia ± abrupte transeuntia, ea calyces non superantia, superiora valde diminuta, subintegra. Indumentum axis inflorescentiae ab eo caulis vix diversum. Verticillastra plerumque 4—5-flora, approximata. Gemmae longe tenuiter acuminatae (ex auctore). Calyx breviter

pedunculatus, tubuloso-campanulatus, glandulis sessilibus copiosis et pilis brevibus eglandulosis laxiuscule aspersus. Dentes calycini latitudine eorum 1½—2-plo longiores, dimidium longitudinis tubi superantes, margine dense brevissime ciliolati. Labium inferius corollae ad faucem pilis longis albis biseriatim dispositis instructum; corollae tubus fuscus (ex auctore).

Gesehene Herbarexemplare: Deutsches Reich: Thüringen: Auf der Kanitzburg a. d. Saale (Ferd. Hoffmann, B); Kyffhäuser, Klocksberg bei Frankenhausen (Melchior, B — z. T. abnorme Wuchsform); Sulza, felsige Abhänge des Lanitztales (Seemen, B); Kelbra, Mittelberg bei Numburg (Evers, UW — fl. alb.); Preilipper-Kuppe bei Rudolstadt (Dufft, H); Arnstadt (Hultsch, MW, Seemen, B); Blankenburg (coll. ign., MW); Ramaberg bei Eisenach (Bornemann, H); Vorharz, Thale, Muschelkalkhang bei Neinstedt (F. Hermann, Bo, H — Typus); Kahla (Geinitz, MW); Umgebung von Jena (Poulsen, UBr), Landgraf (F. Moser, R; Bornmüller, Bo — fl. alb.); Kunitzberge (Guth, Herm.), Jentzig und Eule (Bornmüller, Bo). — Sachsen: Halle a. d. Saale, Bernstedt (coll. ign., B — ungewöhnlich stark behaart, Blätter unterseits fast filzig); Halle (L. Reichenbach, MW); Kalkberge bei Kösen (Rensch, MW). — Hessen: Wetterau (coll. ign., MW). — Unterfranken: Ostheim (Haussknecht, H). — Württemberg: Rottenburg (Martens, B — nicht typisch, Blätter schmalkeilig, scharf gesägt, Blütenstand sehr gestreckt). — Hohenzollern: Sigmaringen (coll. ign., B), Beuron bei Hohenzollern (Zosel, H). — Baden: Karlsruhe, Murgtal bei Gernsbach (Firle, B); Turnberg bei Karlsruhe (Gilg, B); Kissingen, Simberg und Staffelberg (Jenner, B; Gansauge, B; Haussknecht, H); Heidelberg, auf den Bergen über der Hirschgasse (Bolle, B); Kaiserstuhl bei Freiburg (Degenkolbe, B). — Elsaß: Auf den zerstörten Wällen von Hüningen (Bolle, MW); Bastberg, Kalk 400 m (Petry, H). — Saargebiet: Merzig (Schuller, MW). — Rheinpfalz: Spendelrücken, Wildensteiner Schloß, Donnersberg (J. Weiss, B). — Rheinland: Trier, oberhalb Igel (Löhr, MW). — Fundorte unbekannter Lage: Krossau bei Hengelbach (O. Schmidt, H); Neustadt, auf der Satzburg (Eberhard, H); Oolithkalkhügel oberhalb Lessy, 320 m (Jul. Weiss, B); Halskoppe (Ferd. Hoffmann, B).

Schweiz: Crassier (Aubert, UBr); Bezieux (Reichenbach fil., MW); Montreux (Maquet, B); Tourbillon [Sedun] (Reichenbach fil., MW); Lautenay (Reichenbach fil., MW); Genf (Schmalz, MW).

Belgien: Prov. Namur: Yvoir (Thielens, MW, UW); Prov. Lüttich: Remonchamps, in valle fluv. Amblève (Danser, R); Pepinotes: Sohan (Mairlot, MW).

Holland: Maastricht, Pietersberg, auf Kreide in Südlimburg nur an 2 Fundorten (Dewever, B — abnorme Wuchsform).

Frankreich: Haut-Rhin: Sur le calc. jurass. de la colline de Justice a Belfort (Parissot in Billot, Fl. Gall. & Germ. exs. 164 bis, H). — Loire: Veauche, endroits chauds et exposées, sol argill.-calc., rare dans la Loire (Hervier, MBr). — Ardèche: Montagne Borrale (Heldreich, B). — Savoyen: Chambéry (Bonjean in Billot, l. c. 164, H, MW); Kalkfelsen in der Grande George des M. Salève bei Genf, 600 m (Hayek, UW). — Alpes maritimes: Mentone (Maquet, B). — Paris und Umgebung: Bois de Boulogne (Vaill. B, UBr), St. Maure (Papperitz, MW), Boiss d'Osseau, pres la Carrière (Delaunay, MW), Fontainebleau (Poulsen, UBr). — Tarn et Garonne: Teufaille, roch calc. (Marcailhou d'Aymeric, B). Ariège· Crête calc. de Paillères, 1900 m (Marcailhou d'Aymeric, B); Rochers schist. du chemin de Perles, a Unac, 770 m, au quartier de Peyroboum (Marcailhou d'Aymeric, B). — Drôme: Crest (Hervier, K). — Pyrenées orientales: Eboulis du Roc d'Eu-calque sur la route de Prades, 1250 m (Marcailhou d'Aymeric, B); Le Vernet, an sonnigen steinigen Plätzen der immergrünen Region (Engler, B). — Fundorte unbekannter Lage: Mt. Fouly (W. Gerhard, H); inter Lancy et Emfignon (Heldreich, B).

Die Variabilität dieser Rasse ist im Vergleich zu ssp. *eu-Chamaedrys* gering. Sie betrifft vor allem die Länge und Dichte der Stengel- und Blattbehaarung. Diese ist beim Typus besonders kurz und spärlich. Bei von F. Hermann vom klassischen Standort in seinen Garten verpflanzten Exemplaren finden sich am Stengel eingestreut längere abstehende Haare (Belege im Hb. Bo. Herm., MW, R). Hermann hat ssp. *germanicum* neben ssp. *eu-Chamaedrys* var. *bavaricum* in seinem Garten kultiviert und hatte so Gelegenheit, beide Rassen durch alle Entwicklungsstadien zu verfolgen und zu vergleichen. Seine Beobachtungen über die Knospen- und Blütenmerkmale verdienen ausgedehnt und an Pflanzen verschiedener Herkunft nachgeprüft zu werden. — Bei Exemplaren aus Jena (coll. divers.) ist die abstehende, ziemlich lange Stengelbehaarung gewöhnlich stärker ausgeprägt. Die Kerbungen des Blattrandes sind stumpf bis spitz (z. B. Kanitzburg, leg. Hoffmann), immer aber zahlreich, gleichmäßig und schmal. Die südwestfranzösischen Exemplare haben kürzere Blätter mit entsprechend weniger Ker-

ben, sie gehen allmählich in die verhältnismäßig breiteren und längeren Tragblätter über und neigen in dieser Hinsicht zu ssp. *pinnatifidum*.

Folgende Belege vereinigen in verschiedener Weise die Merkmale von ssp. *germanicum* und ssp. *eu-Chamaedrys*:

Böhmen: Um Wranowitz im Pilsner Kreis (J. CH. NEUFMANN, MW); Libčić (POLLAK, UBr — exs., 231, MW). — Thüringen (FEST in REICHENBACH, Fl. germ.): Freiburg an d. Unstrut (SCHLIEPHACKE, MW); Frankenhausen, auf Gips (ASCHERSON, B); Schandau (coll. ign., MW); Stotterheim bei Erfurt (KUSTNER, MW); Burgweida (L. REICHENBACH, MW); Berka a. Ilm, Kalkberge (BORNMÜLLER, Bo). — Sachsen: Kalkberge bei Kösen (RENSCH, Ha). — Franken: Muggendorf (POULSEN, UBr; REINSCH, UW). — Stuttgart (POULSEN, UBr; MARTENS, B); Heidelberg Wiesloch (MÜLLENHOFF, H). — Elsaß, Markirch, Granit (HAUSSER, H). — Vosges entre Evaux et Vincey (GÉRARD in MAGNIER, Fl. sel. exs. 2804, H, MW, UW); Rochers de la Phraze près Noveaut (JUL. WEISS, B); Berghang unter Almet (JUL. WEISS, B). — Schweiz: Wartenstein bei Ragatz (WEIDEMANN, H); Tamina-Tal bei Ragatz (BAUKE, H); Cant. Glarus, Quinten am Walensee (HERGT, H), Sackberg bei Glarus (DUFFT, H); Bern, im Belpmoos (WILMS, Ha); Interlaken (BORNEMANN, H); Basel (POULSEN, UBr); Genève, La Plaine (KOHLER, UBr). — Piemont: Limone (REUTER, MW). — Kultiviert oder verwildert: Dänemark: Vemmetofta dyrehave (NIBY, ex Hb.; JOH. LANGE, UBr). — Fundorte unbekannter Lage: Wutschatal zwischen Caalsdorf und Carnsdorf (DUFFT, H); Müllheim (LANG, MW).

XII. Ssp. ***pinnatifidum*** (SENNEN) RECH. fil., comb. nov.

T. pinnatifidum SENNEN, Plantes d'Espagne Nr. 6168 (1927) (nomen rite publicatum cum diagnosi impr.).

T. Webbianum BOISS. var. *dentatum* (PORTA & RIGO) WILLKOMM, Prodr. Fl. hisp. Suppl. (1893) 159 p. p., non *T. dentatum* PORTA & RIGO; DEBEAUX, Rev. de Bot. no. 139 (1894) 47.

T. Chamaedrys auct. hispan.

Abbildung: Fig. 16 und 53.

Caules tenues, basi saepe longe lignescentes, procumbentes, 10—15 cm longi, floriferi ascendentes usque erecti, densiuscule foliati, pilis pro maxima parte brevibus retrorsis obsiti, longioribus in spec. typico sparse, in ceteris ± copiose immixtis. Folia parva, 10—15 mm longa, 6—8 mm lata, apice acutiuscula, basi late cuneata, petiolo saepius distincto, 2—3 mm longo, crassiuscule coriacea,

margine ± incrassata, rarius breviter subrevoluta, nervis utrinque 5(—6), utrinque breviter usque sat longe acute vel obtuse subregulariter crenato-serrata, crenis utrinque 5(—7) ad summum 3 mm longis 2 mm latis, plerumque autem brevioribus et angustioribus, discoloria, supra ± laete viridia, sparsissime longiuscule appresse pilosa usque glabra, subtus ± intense glauca et glandulis sessilibus nitentibus dense obsita, ad nervos breviter sparse puberula vel subglabra usque glaberrima, basi longe ciliata. Folia floralia late ovata, valde acuminata, calyces ± superantia, infima apicem versus irregulariter breviter serrata, superiora integra, omnia longe ciliata. Indumentum axis inflorescentiae quam in caule densius. Verticillastra 4—5-flora approximata. Calyx tubuloso-campanulatus, glandulis sessilibus copiosis pilisque simplicibus sparsis obsitus. Dentes calycini latitudine eorum duplo longiores, sensim longe acuminati, dimidia longitudine tubi longiores, saepe arucati, margine copiose brevissime et sparse longe ciliati.

Gesehene Herbarexemplare: Spanien: Katalonien: Barcelona, Massif du Tibidabo, vers Can Rins (Sennen, Pl. d'Esp. 6168, MW, UBr — Typus), in montibus siccis calc. circa Barcelona, 1000 m (Tremols, Ha). — Prov. Teruel: Albaracin, 1800 m (Reverchon in Magnier, Fl. sel exs. 3655, UBr, Ha, MW, UW; Reverchon, Pl. d'Esp. 1894/605, MW; Fritze, B); Sierra de Valacloche, lieux arides, sur le calc., 1300 m (Reverchon 1895/605, UW); Camarena, substr. calc., 1500 m (Reverchon 1892/605, MPr). — Prov. Valencia: Sierra de Espadan, pelouses seches sur le calc., 1800 m (Reverchon 1891/605, Ha, H). — „Baleares" (Gandoger, MW).

Ich sehe mich genötigt, Sennens auf gedruckter Etikette mit Beschreibung giltig veröffentlichten Namen für diese Rasse anzuwenden, obwohl er ziemlich unpassend ist, da er auf eine von der Mehrzahl der übrigen Exemplare durch spitzere, etwas schärfer und tiefer gesägte Blätter und besonders spärliche kurze Behaarung abweichende Pflanze begründet ist. Diese Abweichungen sind jedoch unwesentlich denn aus der Umgebung von Barcelona liegen auch vollkommen normale und typische Exemplare vor, andererseits tritt die schärfere und tiefere Blattzähnung auch an einem Teil der von Reverchon aus Teruel verteilten Exemplare auf. — Der Porta & Rigosche Name *dentatum*, unter dem die Mehrzahl der vorliegenden Exemplare verteilt worden ist, bezieht sich laut Originalexemplar auf eine Form des *T. Webbianum* Boiss., die durch flache, nicht umgerollte kerbrandige bis sägezähnige Blätter von typischem

T. Webbianum abweicht, von *T. Chamaedrys* jedoch durch die schmalen Blätter, deren Länge die Breite um das 3—4(—5)fache übertrifft, dicht angepreßt filzige Behaarung und armblütigen, gelockerten Scheinwirteln leicht zu unterscheiden ist. Sennens mehr impressionistische als exakte Beschreibung ist in einem Punkt in scharfem Widerspruch mit den Tatsachen: Die „grappes" sind nicht „non feullées", vielmehr mit eiförmigen, scharf zugespitzten, die Kelche schwach überragenden Tragblättern regelmäßig durchsetzt. Diese treten aber wenig hervor, da wenigstens die oberen in der dunkelpurpurvioletten Färbung und der feinen scharfen Zuspitzung bei oberflächlicher Betrachtung den Kelchzähnen gleichen.

Von ssp. *germanicum* unterscheidet sich ssp. *pinnatifidum* durch unterseits deutlich glauke, sehr dicht mit Sitzdrüsen besetzte Blätter, durch etwas längere und breitere Tragblätter, schmälere Kelchzähne und z. T. auch niedrigere Blütenzweige.

XIII. Ssp. ***Albarracini*** (Pau) Rech. fil., comb. nov.

T. Chamaedrys L. race *T. albarracinense* Rouy, Fl. de France **11** (1909) 239.

T. Albarracini Pau, Not. Bot. Fl. Espagne **1** (1887) 19 (non vidi)

T. Chamaedrys L. var. *semiglauca* Sennen, Pl. d'Esp no. 6970 (1929) in sched impr. cum diagn.

Abbildung · Fig. 17 und 54.

Caules humiles usque mediocres, validiusculi, sat dense breviter appresse crispule pilosi, arcuato-ascendentes usque subrecti, pilis longioribus patulis interdum imprimis in axi inflorescentiae saepe copiose immixtis. Folia subcoriacea discoloria, basi late breviter cuneata vel interdum subtruncata, apice acutiuscula, margine subregulariter lobulato-crenata, crenis utrinque 7(—10), 10—18 mm longa, 6—8 mm lata, petiolo quartam usque sextam partem laminae attingente. Nervi laterales 4—5, plurimi furcati. Indumentum foliorum supra breve ± laxum, subtus densum breviter albido-tomentosum. Folia floralia late ovata, valde acuminata, calyces subsuperantia, dense breviter pilosa et longe ciliata, inferiora apice breviter serrata, superiora sensim angustiora integra. Verticillastra 4—6-flora approximata vel infima interdum remota. Calyx campanulato-infundibuliformis, dense longiuscule pilosus glandulisque sessilibus immixtis. Dentes calycini latitudine eorum 1½—2-plo longiores, dimidiam longitudinem tubi

superantes, sensim longe acuminati, copiosissime longe et breviter ciliati.

Gesehene Herbarexemplare: Spanien: Prov. Alava: Sobron, 650 m (LOSA in SENNEN, Pl. d'Esp. 6970, MW, UBr — Typus der var. *semiglauca*); Prov. Cuenca: Serrania da Cuenca (GANDOGER, MW); Prov. Guadalajara: In fissuris rup. calc. pr. Molina de Arragon, Prados Redondos etc. in Castella nova (WILLKOMM, It. hisp. II, 454, MW); Prov. Teruel: Albarracin (sec. PAU — Typus, non vidi). — Frankreich: Basses Pyrenées, Urdos, col de Tortes (FOUCAUD ex ROUY l. c., non vidi); Gironde: Coteaux de la Roque de Tau (BONNAVES in Soc. Rochel. 2458/2, MBr).

Nur mit Zögern verwende ich den PAUschen Namen für diese Rasse. Ich habe weder PAUS ursprüngliche Beschreibung noch seine Originalexemplare gesehen. Meine Interpretation des Namens stützt sich lediglich auf ROUY l. c.: „Tiges laineuses blanchâtres; feuilles lanugineuses a la page inferieure; calice a dents mutiques".

SENNENS Beschreibung seiner var. *semiglauca* lautet: „Feuilles pennatilobées, brusquement contractées, cuneiformes, glauces, subfeutrées en dessous; axes de l'inflorescence tres hérissées." Diese Unterart steht ssp. *pinnatifidum* außerordentlich nahe. Sie gleicht ihr vollkommen in Habitus, Blattform, Blattzähnung, Kelchform usw., unterscheidet sich jedoch konstant durch die starke Behaarung, besonders den dichten weißlichen Filz der Blattunterseite. Die Trennung von ssp. *pinnatifidum* scheint nach dem mir vorliegenden, allerdings etwas dürftigen Material ziemlich scharf zu sein, was mich bewogen hat, die beiden Sippen einander als Unterarten zu koordinieren, obwohl sie sich geographisch nicht streng auszuschließen scheinen. Die einzigen etwa als Übergangsformen aufzufassenden Exemplare sind die von REVERCHON (Teruel, Sierra de Camarena) im Hb. Ha. Bei ihnen greift die bei ssp. *pinnatifidum* streng auf die Primär- und Sekundärnerven der Blattunterseite beschränkte und auch dort spärliche Behaarung auf die Blattfläche über, ohne aber den für ssp. *Albarracini* charkteristischen Filz zu bilden.

Von *T. Webbianum*, mit dem ssp. *Albarracini* die filzige Behaarung gemeinsam hat, ist dieses durch die breiten, am Grund breit-keiligen Blätter (Länge zu Breite höchstens 3:1) mit auf den äußersten Blattrand beschränkter Tendenz zur Umrollung, durch die reichblütigen genäherten Scheinwirtel und die Gestalt der Kelche und Kelchzähne leicht zu unterscheiden.

Wie die Bemerkung Rouys „Calyce a dents mutiques" zu verstehen ist, bleibt der Untersuchung der von ihm zitierten Exemplare aus Urdos, leg. Foucaud, vorbehalten. Wörtlich zu nehmen dürfte sie keinesfalls sein, da wir weder unter den zahlreichen Rassen des *T. Chamaedrys* noch unter den nächstverwandten Arten jemals Exemplare mit wirklich stumpfen Kelchzähnen untergekommen



Abb. 9. *T. Chamaedrys* ssp. *maroccanum* — Marokko, leg. Ibrahim (Typus)

sind, wenn auch ihre Länge und der Grad ihrer Zuspitzung sehr schwankt.

XIV. Ssp. nova ***maroccanum*** Rech. fil.

T. Chamaedrys auct. marocc., p. p.

Abbildung. Abb. 9 und Fig. 18 und 55.

Gracile, humile, 5—10 cm altum, basi valde lignescens. Indumentum totius plantae e pilis brevissimis retrorsis appressis

consistens, subtomentosum. Caules floriferi tenues, e basi ascendente saepius stricte erecti. Folia crassiuscule coriacea, rigidula, perparva, supra sordide cinerascenti-viridia, subtus pallidiora. 5—10 mm tantum longa, 3—5 mm lata, ambitu ovato-sphathulata, prope basin latissima, nervis lateralibus utrinque 3 (—4) plerumque furcatis, subtus tenuiter sed manifeste prominentibus. Petiolus distinctus tertiam circiter partem laminae aequans. Lamina margine ±, saepe valde revoluta, utrinque profunde 6—8-serrato-crenata, crenis subdivaricatis, basi truncata vel late breviter cuneata, apice acutiuscula. Folia floralia lanceolata vel lineari-lanceolata, semper valde, interdum usque ad medium revoluta, calyces ad summum aequantia, saepe autem breviora, non ciliata. Verticillastra tantum 2—3-flora, semper, etiam in plantis statione aridissima valde reductis valde remota, laxiuscula. Calyx tubuloso-campanulatus, breviter pedicellatus, fructifer saepe horizontaliter patens, indumento e pilis brevibus patulis vel subretrorsis numerosis glandulis sessilibus immixtis consistente. Dentes calycini latitudine eorum vix usque sesquilongiores, longitudine dimidium calycis superantes, copiose breviter ciliati, ciliis longioribus nullis.

Gesehene Herbarexemplare: Marokko: Prov. de Demnat: Djebel Bouachfal, tribu des Ait Chitachen (Typus, B, MW); ebendort, Djebel Rat (beide Ibrahim, B),

Ssp. *maroccanum* ist durch seinen überaus zarten niedrigen Wuchs, die armblütigen auch an Kümmerformen locker angeordneten Scheinwirtel, das gleichmäßig, aber nicht sehr dicht die ganze Pflanze bedeckende, sehr kurz rauhhaarige Indument vor allen anderen Rassen des *T. Chamaedrys* sehr ausgezeichnet, so auch vor der zweiten nordafrikanischen Unterart, ssp. *algeriense*. Ssp. *maroccanum* bietet einige analoge Züge zu *T. Webbianum*, so die lockeren armblütigen Scheinwirtel und die Neigung zur Einrollung der Blätter, doch kann es wegen der kurzen, breiten, tief gekerbt gesägten Blätter nicht an dieses angeschlossen werden. *T. Chamaedrys* var *gracile* Battand. (siehe die folgende Unterart) ist eine hochwüchsige, 30—40 cm erreichende, ziemlich kahle Pflanze, die auch sonst habituell stark abweichen dürfte. — *T. barbarum* Jah. & Maire (siehe Seite 412) weicht nach der Beschreibung durch Habitus, Sternhaare (?!), rötliche, ziemlich kahle, aber drüsige Äste und in vielen anderen Hinsichten noch viel stärker ab.

XV. Ssp. ***gracile*** (BATTANDIER) RECH. fil., comb. nov.

T. Chamaedrys L. var. *gracilis* BATTAND., Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord, **12** (1921) 10.

„Plante bien plus grêle que l'espèce, plus élancée, plus glabre; feuilles plus petites. Tiges parfois très longues, dréssées. éffilées, longues de 30 à 40 cm, à feuilles et a fleurs distantes, différant télle-ment de l'aspêt habituel de l'éspèce, que sans les intermédiaires existants, on n'oserait l'y rapporter."

Marokko: Haute Moulouya: Midelt (NAIN) [non vidi!].

2. ***T. lucidum*** L., Syst. **10** (1759) no. 19c; Spec. plant. ed. 2, **2** (1763) 790; Schreb. Pl. Verticill.-Unilab. (1774) 33; BENTHAM, Lab. (1836) 680; BENTHAM ap. DC., Prodr. **12** (1848) 587; BRIQUET, Lab. Alp. marit. (1891) 134 saltem pp., planta e Hispania et ex Africa boreali verosimiliter excludenda.

Chamaedrys lucida Moench, Method. (1794) 383.

Abbildung: Fig. 19 und 56.

Basi breviter lignescens. Caules floriferi 30—50 cm alti, arcuato-erecti, virgati, simplices vel rarius in medio pauciramosi, glaberrimi, acute quadranguli, saepe purpureo-suffusi, subaequaliter foliati. Folia in sicco tenuiter papyracea, basi in petiolum dimidiam longitudinem laminae ad summum aequantem sinuato-cuneata, utrinque inaequaliter 4—6-lobato-crenata, lobis crenatis vel subincisis, apice obtusiuscula, inferiora 2—3 cm longa. 1,5—2 cm lata, supra viridia, subtus paulo pallidiora glandulis minutis sessilibus aspersa, omnino glaberrima; nervis lateralibus utrinque 3—5, tenuibus, inferioribus profunde furcatis. Folia floralia subabrupte diminuta, angustius cuneata et minus incisa usque integerrima. Verticillastra numerosa (10—20), omnia plerumque remota, ad summum 6-flora. Calyces longiuscule pedicellati, 7—9 mm longi, plerumque purpureo-suffusi, nervis 10 prominentibus percursi, ad nervos minutissime asperuli glandulis sessilibus ± dense obsiti, praeterea glabri. Nervi commissurales in sinubus calycis non vel indistincte tantum ramulosi. Dentes calycini lanceolato-triangulares, sensim submucronato-attenuati, tertiam circiter partem longitudinis tubi aequantes, margine minutissime dense ciliolati.

Gesehene Herbarexemplare: Südwest-Alpen: Basses Alpes: Fugeret (REVERCHON & DERBEZ 39, UW); La Condamine (PROAL in MAGNIER, Fl. sel. exs. 658, H, MW, UW); Entreveaux (REVERCHON 39, H, Ha, MW, UW); Digne (AUTHEMAN, Ha); Mey-

ronne (VIDAL, Soc. sudest 192, MW). — Alpes maritimes: Mont Cheiron (BARLET, Ha, UW); Russi tra Ormea e Carmino (FERRARI, MPr). — Liguria (CESATI, MW); Col de Bruis [Braous], unter *Rubus tomentosus* und *Lonicera implexa*, durch die wärmeren Täler von Limone an bis Escarena verbreitet (REICHENBACH 2360, MW); in rupibus pr. pagum Libri, in valle fl. Roya (BICKNELL, Ha); Limone, au pied du Col de Tenda (HUET DU PAVILLON, H, MW, UW); Rochers à Tende (BOURGEAU, H); unteres Val Riofreddo, 1000 m (STIEFELHAGEN, MW); Col die Tenda (ROSTAN, UW); Prov. di Cuneo: Tenda, in apricis sax. vallis della Miniera. 1350 m, schist. (BICKNELL & POLLINI, UW, UW). — „Picmont: In subalpinis" (MORIS, MW); „valles pedemont." (coll. ign. 584, MW). — Fontane (REICHENBACH, MW). Colmars (JORDAN, MW).

Die Verbreitungsangaben für Spanien, Gibraltar, regn. Valentinum etc. [vgl. WILLKOMM & LANGE, Prodr. fl. Hisp. **2** (1870) 473] und für Nordafrika sind äußerst zweifelhaft.

3. ***T. divaricatum*** SIEB. ex BOISS., Fl. or. **4** (1879) 816; HAUSSKNECHT, Mitt. Thur. Bot. Ver., n. F. **11** (1897) 182; Hal. Consp. **2** (1902) 474; HAYEK, Prodr. Fl. Balc., **2** (1928) 245; BORNMÜLLER, Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **38** (1929) 55—61.

T. flavum L. *β purpureum* BENTH., Lab. (1836) 682; BENTH. ap. DC., Prodr. **12** (1848) 588.

T. flavum L. var. *humilior* CHAUB. & BORY, Exped. scient. Mor. (1832) 682.

T. flavum β SCHREB., Pl. Verticill. Unilab (1774) 34; WILLD., Sp. **3**, 31; URV., Enum. (1822) 63.

T. lucidum SIBTH. & SMITH, Prodr. **1** (1806) 373; SIBTH. & SMITH, Fl. gr. **6** (1826) t. 532.

Abbildungen: Siehe bei den Unterarten.

Suffrutex 10—30 (—40) cm altus, ramis validis crassiusculis arcuato-acendentibus vel erectis. Planta indumento omnium partium valde variabilis (vide subspecies infra descriptas). Folia coriacea rigidula crassiuscula, mediocria usque maiuscula, (6—) 10—25 mm longa, (4—) 8—15 mm lata, basi ± late cuneata, apice obtusiuscula vel acutiuscula, convexa vel fere plana, margine interdum ± incrassata et revoluta, nervis lateralibus utrinque ± 4, inferioribus furcatis, supra immersis subtus prominentibus, crenis utrinque 4—7, integris vel crenatis vel incisis, irregularibus, non valde profundis. Petiolus latitudine folii plerumque brevior a lamina bene distinctus. Folia floralia paribus 1—2 infimis

crenatis exceptis integerrma, ovata usque ovato-lanceolata, acuta, superiora quam calyces breviora, subsessilia, interdum subcymbiformia. Verticillastra 4—6-flora, plerumque remota, numerosa. Pedicelli dimidium tubum calycinum ad summum aequantes. Calyx erectus basi oblique rotundatus, late campanulatus, ± 8 mm longus, nervis indistinctis, dentibus lanceolato-triangularibus valde subulato-acuminatis longitudine ⅔ vel ¾ tubi aequantes, margine semper minutissime ciliolatis. Corolla purpurea.

I. Ssp. ***Sieberi*** (Čelakovsky) Holmboe, Stud. Veg. Cypr. in Bergens Mus. Skrift. **1**, 2 (1914) 151; Bornmüller, Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **38** (1929) 57.

T. Sieberi Čelak., Bot. Centbl. **14** (1883) 214.

Abbildung: Fig. 20 und 57.

Caulis pilis brevibus crispulis plerumque deflexis obsitus.

Verbreitung: Östliches Griechenland, Kreta, westliches Kleinasien, ägäische Inseln, Palästina. Nähere Fundortsangaben siehe Bornmüller, l. c. und Rech. fil., Flora aegaea, mscr.

a) var. ***vulgare*** (Hal.) Hayek, Prodr Fl. Balc. **2** (1928) 245. — Syn. *T. divaricatum* Sieb. f. *vulgare* Hal., Consp. Fl. gr. **2** (1902) 474.

Pili longiores patuli in inflorescentia et in calycibus nulli.

Verbreitung: Griechenland, Ägäische Inseln.

b) var. ***hirtum*** Čelakovsky Bot. Centbl. **14** (1883) 189; Bornmüller, l. c. 57.

T. divaricatum Sieb. var. *hirtum* Hayek, Prodr. l. c. (= Typus subspeciei).

Verbreitung: Im ganzen Areal der Unterart.

c) var. ***subtomentosum*** Bornm., l. c. 57, pro subvar.

Indumentum caulis densissimum subtomentosum.

Verbreitung: Ägäische Inseln.

d) var. ***libanoticum*** Bornm., l. c., pro subvar.

Folia floralia omnia fere ut folia caulina crenato-incisa. Tota planta valde villosa, eglandulosa.

Verbreitung: Syrien: Libanon (Gaillardot, Blanche 1597) sec. Bornmüller.

II. Ssp. ***villosum*** (Čelak.) Rech. fil., comb. nov.

T. Sieberi Čelak. var. *villosum* Čelak., l. c. 190; Bornm., l. c. 58.

T. divaricatum Sieb. var. *villosum* Haussknecht, Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **11** (1897) 182.

Abbildung: Fig. 21 und 58.

Tota planta pilis longis patulis dense villosa.

Verbreitung: Südliche und östliche Ägäische Inseln, westliches und südliches Kleinasien, Syrien; genauere Fundortsangaben siehe BORNMÜLLER, l. c. und RECH. fil., Flora Aegaea, mscr.

Diese Unterart tritt wie die vorhergehende in einer drüsenlosen (f. *eglandulosum* BORNM.) und einer drüsentragenden Form (f. *glandulosum* BORNM.) auf.

III. Ssp. ***canescens*** (ČELAK.) HOLMBOE, l. c.; BORNM., l. c. 58.

T. Sieberi ČELAK. var. *canescens* ČELAK., l. c. 190.

Abbildung: Fig. 24 und 61.

Folia caulina et floralia ut caulis dense appresse canescenti- vel albido-tomentosa. Indumentum calycis simile, rarius (var. *Kotschyanum* BORNM., l. c.) pilis longioribus partim glanduliferis immixtis. Planta humilis caulibus tenuibus. Folia minuta, basi subito angustata.

Verbreitung: Zypern; nähere Angaben vgl. BORNM., l. c. — Eine sehr nahestehende Form findet sich jedoch auch in Palästina: Kiriath-Anarium pr. Jerusalem (AMDURSKY in Fl. Palaest. exs. Nr. 163, MW, UBr.), die sich von der zyprischen Pflanze nur durch z. T. etwas struppige Stengelbehaarung unterscheidet.

f. ***Kotschyanum*** BORNMÜLLER, l. c. 58.

Inflorescentiae apicem versus cum calycibus pilis longioribus glanduliferis obsiti.

Cypern: Inter Bellapais et Cerignia (SINTENIS & RIGO 573, Bo), Capo Gatto ad Agrothyri et ad Kormatschit (KOTSCHY 596 p. p., H, MW).

IV. Ssp. ***graecum*** (ČELAK.) BORNM., l. c. 57.

T. graecum ČELAK., l. c. 217.

T. divaricatum SIEB. var. *graecum* (ČELAK.) BOISS., Fl. or., Suppl. (1888) 863; HAUSSKN., l. c. 32; HAL., Consp. Fl. gr. **2** (1902) 474; HAYEK, Prodr. Fl. Balc. **2** (1928) 245.

Abbildung: Fig. 22 und 59.

Planta mediocris, 15—30 cm alta. Folia parva. Calyx et pars superior inflorescentiae pilis longis saepe partim glanduliferis obsitus. Folia caulina autem et interdum etiam folia floralia glabra. Caulis subglaber vel brevissime laxe crispule pilosus.

Verbreitung: Östliches Mittelgriechenland; nähere Angaben siehe BORNMÜLLER, l. c.

V. Ssp. ***athoum*** (HAUSSKN.) BORNM., l. c. 57.

T. divaricatum SIEB. var. *athoum* HAUSSKN., l. c. 183; HAYEK, Prodr. Fl. Balc. **2** (1928) 245.

T. divaricatum HAL., Österr. Bot. Zsch. **42** (1892) 375.

Abbildung: Fig. 23 und 60.

Verbreitung: Athos-Halbinsel; nähere Angaben siehe BORNM., l. c., RECH. fil., Flora Aegaea, mscr.

Durch die Arbeiten von ČELAKOVSKY, l. c. und BORNMÜLLER, l. c. hat der Formenkreies des *T. divaricatum* bereits eine gewisse Klärung erfahren. Überdies habe ich ihn in meiner Flora aegaea ausführlich behandelt, so daß ich mich hier mit einer kurzen Übersicht über die einzelnen Rassen und mit summarischen Verbreitungsangaben begnügen konnte. Nur in zwei Punkten bin ich zu einer von BORNMÜLLER abweichenden Auffassung gelangt. Erstens ist var. *vulgare* (HAL.) HAYEK neben var. *hirtum* innerhalb der ssp. *Sieberi* besser als Varietät aufrecht zu erhalten. Zweitens halte ich es auf Grund meines reichen ägäischen Materials und einiger südanatolischer Belege im Wiener Universitätsherbarium, die BORNMÜLLER nicht vorgelegen waren, für richtiger, var. *villosum* ČELAK. als selbständige geographische Rasse zu betrachten und nicht der ssp. *Sieberi* als Varietät unterzuordnen. — In nomenklatorischer Hinsicht ist zu bemerken, daß formell HOLMBOE, der Autor der Kombination *T. divaricatum* ssp. *Sieberi* ist, obwohl die von ihm l. c. zitierten Exemplare, wie BORNMÜLLER bereits festgestellt hat, nicht zu dieser Unterart, sondern zu ssp. *canescens* var. *Kotschyanum* gehören.

4. ***T. flavum*** L. Sp. pl. (1753) 65; SCHREBER, Pl. Verticill. Unilab. 1774, 34 excl. var. β; BENTHAM, Lab. gen. et sp. (1836) 681 excl. *β purpureum*; BENTH. ap. DC., Prodr. **12** (1848) 588 excl. *β purpureum*; BOISS., Fl. or. **4** (1879) 816; BRIQUET, Lab. Alp. marit. (1891) 129.

Chamaedrys flava MOENCH, Methodus (1794) 383.

Chamaedrys pulverulenta JORD. & FOURR., Brev. pl. nov. **1** (1866) 47; Icon. ad Fl. eur. **1** (1866) 68, T. 56.

Chamaedrys virescens JORD. & FOURR., Brev., l. c. und Icon., T. 57.

T. pulverulentum SCHULTZ & WINT. in sched. ad Hb. norm. Nr. 128.

Abbildungen: Siehe bei den Unterarten.

Suffrutex validus ad 50 cm altus, ramis crassis arcuato-erectis vel subtortuosis plerumque velutinis. Folia mediocria usque magna, 15—40 mm longa, 10—25 mm lata, ambitu consistentia indumento crenatura marginis valde variabilia. Lamina e basi truncata vel late vel breviter cuneata, rarius sinuata rotundato-vel ovato-triangularis rarius ovata, apice obtusa, petiolo crasso semper distincto laminae latitudinem subaequante suffulta, consistentia crasse vel tenuiter coriacea, plerumque rigidula, plana vel margine anguste revoluta, nervis lateralibus utrinque 4—5, supra immersis, subtus prominentibus, margine plerumque breviter et late 5—8-crenata. Folia floralia flores non superantia, subsessilia, ovata vel elliptica, integerrima, acutiuscula, pallida, concava vel subcymbiformia. Verticillastra 4—6-flora, infima paulo remota vel saepe omnia in racemum brevem usque elongatum approximata. Pedicelli dimidiam vel totam longitudinem calycis aequantes. Calyx erectus vel patulus, oblique infundibuliformi-campanulatus, 8—10 mm longus, nervis 10 tenuibus ± distinctis, pilis brevibus et longis partim glanduliferis dense obsitus, dentibus subaequalibus lanceolato-triangularibus circiter ⅔ tubi aequantibus in statu fructifero transversaliter nervulosis, margine dense breviter et longe ciliatis. Corolla flava.

I. Ssp. ***pilosum*** (Čel.) Rech. fil., comb. nov.

T. flavum L., l. c., s. str.

T. flavum L. var. *pilosum* Čelak., Bot. Centbl. **14** (1883) 187.

Abbildung: Fig. 25 und 62 (var. *cinerasceus*).

Planta valida, omnino plerumque velutino-pubescens, folia majuscula utrinque ± velutina, calyces 9—10 mm longi, dense villosi, dentibus tubum subaequantibus.

Albanien: Distr. Ljaskovik, Vromonero (Baldacci 436, UW). — Dalmatien: Hercegnovi (Rech. fil. & Scheffer 1896, R); Penins. Pelješac, M. Vipera supra Stankovic, 300 m (Rech. fil. 230, R); Ragusa (Jabornegg, MW, H; Clementi, MW; Bornmüller 1183, Bo, UW; Huter, K); Spalato (Portenschlag, MW); Koinsko, Clissa (Petter 926, MW); Zarovice (Neumayr, MW); Trau (Pittoni, MW); Scoglio Busi (Spreitzenhofer, UW); Scoglio San Euphemia bei Trau (Petter 373, MW). — Herzegovina: Ivanjica (Adamović 326, MW); M. Vlastica pr. Drieno (Vandas, UW). — Kroatien: Martinscica (Rossi, H; Pichler, K, UW); Buccari (D. Koch, H; Hirc, MW). — Ins. Arbe, Supetarska Draga, 10 bis

20 m (Baumgartner, UW). — Istrien: Pola (Wawra 351, MW); Rovigno, valle Cuvi (Rech. fil., R); M. Maggiore, Knezgrad, 380 m (Rech. fil., R); Fiume (Noë in Rchb. 605, H, MW; Pichler, K; Evers, UW; Smith, K, H, MW); Veruda (Untchij, MW); Duino Hayek, UW; Tommasini, MW); Ospo (Pichler, H, MW, UW); Auresina, 20—30 m (Evers 208, UW; Marchesetti in Fl. exs. Austr. -Hung. 2641, MW, UW, R); Contovello (Kammerer, H; Engelhard, H, MW; Kerner, K; Krasser, MW); San Croce (Mirich, H, MW); Triest (Engelhart, UW).

Italien: Ligurien (Cesati, MW), Noli (Huet du Pavillon, MW), in rupibus litoreis pr. San Margherita (Bastreri, H); Toscana: M. Pisano pr. Asciano et Agnano (Savi in Billot, Fl. gall. et germ. exs. 3181; Rel. Mailleanae 1997, H, MW); Rom und Umgebung: Colosseum (Bracht, MW), Lago di Tartaro (Gerhard, H), Sabinerberge (Gussone, MW), Subiaco (Vaccari, UW); San Marino, M. Titano (Pampanini, MW); Apenninen (Jahn 485, MW); Abbruzzo, Caramanico (Sardagna, UW), Popoli-Bussi (Sardagna, UW); Ins. Elba, Porto Ferrajo (Herm. Handel-Mazzetti, UW); Ins. Ischia (coll. ign., MW); Ins. Capri, Punta Tragara (Kuegler, H); Calabria Prov. Reggio, Bora (Rigo II, 282, MW, UW); Sizilien (Citarda, H; Helfer 61, MW); San Michele (Bornemann, H), Marsala (Todaro, H, MW, UW), Sorrent (Gerhard, H), Madonie (Todaro, MW), Palermo (Ross 572, UW), Mt. Pellegrino (Ross, H), Inello (coll. ign., H), Monti Nebrodici, M. Scallone (coll. ign., MW); Ins. Malta (coll. ign., MW); Ins. Sardinien: Santa Teresa Gallura prope Tempio, Rochers granit. della Sesta (Reverchon 1881/187, H, MW, UW).

Frankreich: Korsika: Bonifacio (Reverchon 1880/333, UW), Canetta (Reverchon, MW), Ajaccio (Sieber, MW). — Dep. Var: Bois de chènes vertes, Lanzade pr. Le Luc, 300 m, substr. calc. (Haury in Schultz & Winter, hb. norm. 128, H, MW als *T. pulverulentum*); Nice (De Notaris, MW); Villafranca près Nice (Reichenbach fil., MW); Toulon (Parseval-Grandmaison, MW); Mont Coudon (Robin, MW); Montredon (Sonder, MW); Montpellier (coll. ign., MW); Narbonne (Salzmann, MW); La Clappe pr. Narbonne (Theveneau, K). — Spanien: Teruel, 700 m (Reverchon 1894/935, MW, UW).

Balearen: Genova près de Palma (Bianor in Sennen, Pl. d'Esp. 2019, MW).

Nordafrika: Tunis, Djebel Zaghouan (Kralik 320, MW).

II. Ssp. ***glaucum*** (JORD. & FOURR.) ROUY, Fl. de France **11** (1909) 240 („race").

Chamaedrys glauca JORD. & FOURR., Brev. pl. nov. 1866, 48 et Icon. ad. fl. eur. (1866—68) T. 58.

T. flavum L. var. *leiophyllum* ČELAK., Bot. Centbl. **14** (1883) 187.

T. flavum L. var. *glaucum* (JORD. & FOURR.) FIORI & PAOLETTI Fl. anal. d'Ital. **2** (1900) 12; FOUC. & SIM 1898 ex FIORI, Nuova Fl. anal. d'Ital. **2** (1926) 404.

T. glaucum BEGUINOT, Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s. **13** (1906) 183 et in sched. ad. fl. ital. exs. Nr. 349.

Abbildung: Fig. 26 und 63.

Folia parva, ovato-deltoidea usque rotundato-triangularia, supra viridia, subtus intense glauca, margine profunde obtuse crenata. Bracteae minus acutae. Calyx densius et longius villosus, dentibus quam in typo angustioribus et magis acuminatis. Planta saepe humilior et gracilior.

Gesehene Herbarexemplare: Dalmatien: Meeresabhang Vasjaca bei Popoviči, 40 m (LOSCHNIGG, R); Ins. Lesina (WITTING, MW; MAROEVIC, MW, c. t.). — Griechenland: Attika: m. Pateras (TUNTAS 1021, Ha, HELDREICH, Ha), m. Garania (TUNTAS 1022, Ha); Peloponnes: m. Chelmos (Aroania), in saxosis calc. vallis Stygis, 1500 m (MAIRE & PETITMENGIN 789, Ha). — Italien: Lucania (GASPARANI, MW, c. t.); Marche: San Benedetto (BORNEMANN, H); Calabrien: Reggio (MORI, H); Sardinien: (THOMAS, MW), Santa Teresa Gallura pr. Tempio (REVERCHON 1881/187, MW, c. t.), Laconi (MÜLLER, Unio itineraria a. 1827, H, MW), M. d'Oliena (SARDAGNA, H, MW). — Korsika: (THOMAS, MW), Bastia (KUEGLER, H; DEBEAUX 240, MW), Bastia, S. Lucia, substr. micaschist. (DEBEAUX, UW), Valle de Fango (MABILLE, H, MW). — Balearen: Genova près de Palma (BIANOR in SENNEN, Pl. d'Esp. 2019, R). — Nordafrika: Algier (BOISSIER & REUTER, MW); Hamma près Algier (Durando 466, MW); Oran, Fort Saint Cruz (DEBEAUX, H, MW; FAURE, MW); partie supérieure du grand ravin d'Oran (BALANSA 435, MW); Constantine (coll. ign., MW); Petit Atlas, Ben Koran, 8 h de Alger (JAMIN 198, MW, c. t.); Tlemcen, rochers aux environs de la cascade (BOURGEAU 42, MW); Lattaia (coll. ign., MW); Blidah (LEFEBVRE, MW); Sommet du Senalba près Djelfa (REBOUT, MW). — Marokko: Mostaganem (coll. ign., MW).

III. Ssp. nova ***hellenicum*** Rech. fil.

T. flavum Boiss., Fl. or. **4** (1879) 816; Hal., Consp. Fl. gr. **2** (1902) 473; Hayek, Prodr. Fl. balc. **2** (1928) 244.

Abbildung: Fig. 27 und 64.

Rami floriferi graciles, ± 25 cm tantum longi, breviter velutino-tomentosi. Folia ovato- vel subtriangulari-spathulata parva, 10—15 mm tantum longa, 8—14 mm lata, imprimis subtus brevissime velutina. Racemi e verticillastris paucis compositi abbreviati densiusculi. Calyces ± 7 (—8) mm tantum longi ad medium fere in dentes subinaequales fissi, superiores imprimis arcuato-divaricati, fructiferi patuli. Nervatura calycis distincta. Dentes calycini transversaliter venulosi. Indumentum regionis floriferae breviter interdum sublaxe velutinum.

Gesehene Herbarexemplare: Kleinasien: Troas, M. Ida, in silvis circa fontem Skamandri (Sintenis 492, UW). — Griechenland: Mazedonien: Kiel-Tepe (Abd-Ur-Rahman-Ndaji, Ha); Thessalien: Litochoron, Schlucht Megarema (Bornmüller & Sintenis 1411, Ha); Pharsala, in rupibus calc. (Haussknecht, H, MW); Phokis, Delphi, 600 m (Maire & Petitmengin 359, Ha); Akarnanien: In rupibus calc. m. Ypsili Koryphi pr. Vato, 900 m (Maire & Petitmengin 160, Ha); Attika. Pentelikon (Spruner, MW — Typus der Unterart: Haussknecht, H), m. Pateras (Tuntas 1020, Ha), Achaia· Glavkos pr. Patras (Bornmüller 1327, Bo, H), Lakonien M. Malevo (Orphanides 541, H, MW, UW), M. Taygetos (Psarides, Ha), reg. inf. pr. Selitza (Heldreich, Ha); Ins. Sapienza (Despreux, H); Euboea: Steni (Rech. fil. 2428, R), Kurbatzi (Wild, HA), m. Telethrion, Velani (Heldreich, HA); Kreta (coll. ign., H), Distr. Amari, Asomati (Baldacci 244, MW, UW); Ionische Inseln; Korfu, Varypatades (Tuntas 1622, Ha), Peleka (Tuntas 1791, Ha). Zante, Leukas und Korfu (Mazziari 470, MW).

IV. Ssp. nova ***gymnocalyx*** Rech. fil.

T. flavum L. var. *glaucum* (Jor. & Fourr.) Haussk., Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **11** (1897) 181, nec aliorum.

T. flavum β leiophyllum Hayek, Prodr. Fl. balc. **2** (1929) 244, non Čel.

Abbildung: Fig. 28 und 65.

Planta humilis ramis gracilibus saepe ± glabrescentibus. Folia glaberrima, subtus valde glauca, parva, ovato- triangularia. Calyces glaberrimi, quam in typo subminores ± 7 (—8) mm longi, dentibus longitudine tubum aequantibus usque paulo superantibus,

magis divarivatis. — Subspeciei praecedenti similis, sed glabritie ssp. *glaucae* analoga.

Gesehene Herbarexemplare: Griechenland: Attika: Hymettus (Spruner, MW, cum ssp. praeced.), Parnes, regio abietina (Tuntas, H, MW — Typus der ssp.: Heldr., MW); Pentelikon (Leonis, Ha), Parnes (Heldreich, Ha), ad radices m. Aegalaeos (Bretzl, Ha).

Die Variabilität des *T. flavum* ist bedeutend. Sie umfaßt die Höhe des Wuchses, das Kolorit der ganzen Pflanze, die Länge und Dichte der Behaarung, die Größe, Gestalt und Ausbildung des Randes der Blätter, die Größe und Gestalt der Kelche, sowie nach Jordan auch den Zuschnitt der Oberlippe der Blumenkrone. Am auffälligsten sind die kahlblättrigen Formen mit meist deutlichem Wachsüberzug auf der Blattunterseite (ssp. *glaucum*); zumeist geht besonders lange und dichte Kelchbehaarung mit Kahlblättrigkeit parallel. Die in mehreren Sammlungen aus Mittelgriechenland vorliegende klein- und kahlblättrige Rasse mit — im Gegensatz zu allen übrigen von mir gesehenen Exemplaren von *T. flavum* — kahlen Kelchen wurde meines Wissens bisher nirgends erwähnt. Ich beschreibe sie hier als Unterart (ssp. *gymnocalyx*), da sie relativ konstant ist. Ihre Verbreitung bleibt noch näher festzustellen. In Mittelgriechenland kommen auch normal behaarte Formen vor Bemerkenswert erscheint mir aber, daß gewisse Eigenheiten in der Ausbildung des Kelches, die auch der ssp. *gymnocalyx* eigentümlich sind, nämlich verhältnismäßige Kleinheit zugleich mit relativ stark spreizenden, im Vergleich zum Tubus langen Zähnen, im östlichsten Arealteil auch bei Exemplaren mit normaler Behaarung so gut wie ausschließlich auftreten, zumeist geht diese Eigenheit mit kleinen, abgerundet dreieckigen Blättern parallel (ssp. *hellenicum*). Ähnliche Merkmalskombinationen treten nur ausnahmsweise auch in Nordafrika auf. Keiner der fünf von Jordan geschaffenen Namen läßt sich darauf beziehen.

Von den sämtlich kurz aber treffend charakterisierten und vorzüglich abgebildeten Jordanschen Arten sah ich keine authentischen Exemplare. Nach dem mir vorliegenden reichen, aber aus dem westlichen Arealteil doch nicht ausreichenden Herbarmaterial ist keine davon als Art haltbar, auch nicht *Chamaedrys glauca*, für deren Artrecht neuerdings Béguinot l. c. eingetreten ist. Er begründet seine Auffassung damit, daß *T. glaucum* in Korsika und Sardinien konstant und ausschließlich vorkommt. Dies trifft, wenn die

Fundortsangaben der mir vorliegenden Herbarexemplare richtig sind, nicht ganz zu. Wohl tritt *T. glaucum* in Korsika und Sardinien stark vorwiegend auf und scheint hier sein Verbreitungszentrum zu haben, doch kommen daneben offenbar weniger häufig auch vollkommen dem Typus entsprechende Individuen vor. Keinesfalls aber ist *T. glaucum* auf Korsika und Sardinien beschränkt, wie meine Fundortsliste beweist. Die Kleinheit und der charakteristische Umriß der Blätter geht mit deren vollständiger Kahlheit und dem dichten Wachsüberzug der Unterseite mit seltenen Ausnahmen parallel, eigentliche „Übergangsformen" habe ich nicht gesehen. Es handelt sich hier wohl um eine geographische Rasse, allerdings nicht unter strenger Ausschließung der als typisch angesehenen großblättrigen und behaarten Sippe.

Was die übrigen Jordanschen Arten betrifft, so muß ich mich im allgemeinen dem von Briquet l. c. und Beguinot l. c. gefällten Urteil anschließen, daß nämlich solche Merkmalskombinationen zwar vorkommen, ja teilweise sogar lokal eine gewisse im Vergleich zu den hier als Unterarten bewerteten Sippen aber untergeordnetere Selbständigkeit besitzen, daß ihre Eigentümlichkeiten jedoch kaum in Worten, sondern höchstens gefühlsmäßig faßbar sind. *Ch. cinerascens*, beschrieben aus der Umgebung von Triest, kann man zur Not als Varietät ***cinerascens*** (Jord. & Fourr.) Beg., l. c.: (folia magna, late obovata, obtusa, basi grosse profunde crenata, crenis rotundatis) aufrecht erhalten. Fast sämtliche mir aus dem Triestiner Karst vorliegenden Exemplare entsprechen var. *cinerascens*, doch auch ein guter Teil der Exemplare aus fast allen übrigen Teilen des Areals, so besonders einerseits aus Dalmatien und der Herzegowina, andererseits aber auch aus Spanien (Teruel). Überall finden sich gleitende Übergänge in andere Merkmalskombinationen. Von *Ch. ovalifolia* = var. ***ovalifolium*** (Jord. & Fourr.) Beg., l. c., folia majuscula ovato-oblonga, brevissime irregulariter crenata (saepe tantum infra medium), beschrieben nach im Botanischen Garten von Palermo kultivierten Exemplaren, habe auch ich keine wildgewachsenen Pflanzen gesehen. Anklänge finden sich mehrfach in den verschiedensten Gebieten. Den beiden restlichen Jordanschen Arten, *Ch. virescens* und *Ch. pulverulentum* genau entsprechende Exemplare sind mir nicht vorgelegen, wohl aber ebenfalls zahlreiche Annäherungsformen aus den verschiedensten Arealteilen, so daß ich diese beiden Namen als Synonyme von *T. flavum* behandle. — *T. flavum* var. *glabratum* Rouy, Exc. Bot. Esp. **3** (1884—88) 27 wurde ohne Beschreibung nur mit dem Syno-

nym *Ch. virescens* JORD. et FOURR. vom Berg Mongo bei Denia veröffentlicht. Ich sah keine Exemplare.

5. ***T. Webbianum*** BOISS., Elenchus pl. novar. minusque cognitar. Hispaniae 1838, 78; WILLKOMM & LANGE, Prodr. Fl. Hisp. **2** (1870) 473.

T. dentatum PORTA & RIGO, Vegetabilia in itinere iberico austromerid. lecta, Rovereto 1892. Estr. degli Atti dell Reg. Accad. Agiati **9**, 1891.

T. Webbianum BOISS. *β dentatum* WILLKOMM, Suppl. Prodr. Fl. Hispan 1893, 159, p. p.

? *T. Chamaedrys* L. var. *angustifolium* WEBB It. 23 (ex WILLK.).

Abbildung: Fig. 29 und 66.

Tota planta subdense breviter canescenti-pilosa, subtomentosa. Folia (pro sectione) perangusta, latitudine (3—) 4—6-plo longiora, ± revoluta, rarius plana, integerrima vel saepius ± crenata vel crenato-serrata, crenis utrinque 10—12, nervis lateralibus ± 5, furcatis, saepe ± indistinctis. Folia floralia linearia, revoluta, infima flores paulo superantia, superiora bis breviora. Verticillastra pauci-(plerumque 3—4-)flora, infima quidem, saepe omnia ± remota. Calyces breviter pedicellati, post florendum ab axi patentes vel cernui. Dentes calycini subinaequales, latitudine eorum vix longiores, margine sublaxe brevius et longius ciliati.

Gesehene Herbarexemplare: Spanien Granada. In Sierra Nevada parte interiori, 4500—6500′ (BOISSIER, MW — Typus), Sierra Nevada (WILLKOMM 258, MW; ALIOTH, MW), Picacho de Veleta (M. WINKLER, BH), in rupibus prope Cortijo de Mimbres (HACKEL, MW), in glareosis calc. ad Cortijo della Vibara, 900—1600 m (HUTER, PORTA & RIGO, 1879/1112, Ha, MW, UW), La Puebla de Don Fadrique, in aridis calc., 1200 m (REVERCHON 1900/1118 UW), Sierra de Alfacar (N. H. NILSSON 1577, B; HACKEL, Ha; HEGELMAIER, H), Sierra Dilar (M. WINKLER, B, K.). — Prov. Albacete In collibus inter Riopar et Yeste, sol. calc., 1000—1200 m (PORTA & RIGO 1809/621, H, MW, UW), ebendort, 800—1000 m PORTA & RIGO s. n., H, Ha, UW — Typus des *T. dentatum*), Riopar (PARSEVAL-GRANDMAISON, MW); in pascuis apricis Sierrae de Alcarez ad Padron de Bienserida, substr. calc., 1000—1200 m (PORTA & RIGO 1891 303, H, MW, UW — als *T. dentatum*), Sierra de Alcarez in Castella nova australi (FUNK, B). Almeria, Sierra de Maria, in aridis calc., 1500 m (REVERCHON 1899/1118, B, H, UW); La Mancha inter Balesteros et Alcarez (FUNK, MW).

T. dentatum soll sich durch „foliis latioribus inferioribus planis, floralibus infimis dentatis calyce longioribus, verticillastris constanter (?) [sic!] quadrifloris, corolla luteola, lobo medio purpureo" von *T. Webbianum* unterscheiden. Mit Ausnahme der Blütenfarbe, die sich an trockenen Exemplaren nicht feststellen läßt, treffen jedoch alle die angeführten Merkmale auch für ein Originalexemplar des *T. Webbianum* Boiss. im Hb. MW zu, was freilich nach dem Wortlaut der Boissierschen Diagnose „. . . foliis . . . lanceolatis margine revolutis integris aut subcrenatis, floralibus acutis integerrimis calyce brevioribus . . ." nicht ohne weiteres anzunehmen war. Tatsächlich verhält sich die Sache so, daß die untersten Tragblätter die Blüten in den meisten Fällen überragen. Die Kerbung des Blattrandes unterliegt bedeutenden Schwankungen, in vielen Fällen ist sie vorhanden, tritt aber wegen der starken Einrollung der Blätter nicht oder nur wenig hervor, z. B. bei Huter, Porta, Rigo 1112 p. p In einigen Fällen fehlt sie fast ganz, z. B. Porta & Rigo 621, Winkler, Granada. Bei anderen Exemplaren wieder, z. B. Boissier, Sierra Nevada, Funk, Alcarez, Porta & Rigo 303, letzteres Typus des *T. dentatum*, geht sie an den zumeist nicht eingerollten Blättern in eine ± scharfe Sägung über. Ich habe den Eindruck, daß es sich hier lediglich um Standortsformen handelt.

Charakteristisch für *T. Webbianum* sind die schmalen, am Grund schmal-keiligen Blätter, die arm- (meist nur 2—4-)blütigen Scheinwirtel, sowie das die ganze Pflanze gleichmäßig bedeckende kurze, grauliche Indument. Hiervon macht nur das schon genannte Funksche Exemplar aus Alcarez eine Ausnahme, indem nämlich die Tragblätter und Kelchzähne lang abstehend bewimpert sind. — Überdies scheinen die Kelchzähne im Vergleich zu den Rassen des *T. Chamaedrys* stärker ungleich ausgebildet zu sein, d. h. die beiden unteren sind schmäler als die drei oberen.

6. ***T. leucophyllum*** Montbret & Aucher ap. Bentham, Ann de Scienc. Natur. ser. 2, **6** (1836) 55; Boiss., Fl. or. **4** (1879) 817; Bornmüller, Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **37** (1927) 58.

T. canum Fisch. & Mey. var. *angustifolium* Benth. ap. DC., Prodr. **12** (1848) 588.

Abbildung: Abb. 10 und Fig. 30 und 67.

Basi breviter tenuiter lignescens, surculos repentes non emittens. Caules floriferi subarcuati vel erecti, tenues, graciles, ad 10 cm tantum longi, laxiuscule foliosi, pilis brevissimis crispulis appressissimis dense albo-tomentosi. Folia subcoriacea oblongo-

vel lanceolato-linearia, subplana vel imprimis superiora et ea ramorum sterilium quidem ± revoluta, basi anguste sensim cuneata, non ciliata, infima brevissime petiolata, superiora subsessilia, apice acuta, utrinque indumento brevissimo appresso densissime albido-tomentosa subconcoloria, infima glabrescentia, margine in dimidio superiore minute cartilagineo-serrulata, dentibus utrinque 4 (—8),



Abb. 10. *T. leucophyllum* — Cappadocia, leg. MONTBRET (Typus)

rarius subintegra, nervis lateralibus indistinctis. Lamina latitudine 4—5-plo longior, in foliis infimis brevior, ad summum 12—15 mm longa, (2—) 3 (—4) mm lata. Folia ramorum sterilium minora valde revoluta saepe integerrima. Folia floralia inferiora caulinis similia, sed proportione latiora et prope basin latissima, quam calyces vix breviora, superiora valde diminuta, lanceolata integerrima acuta, margine ± revoluta, omnia non ciliata. Verticillastra 2(—4)-flora, omnes plerumque remota. Axis in-

florescentiae dense appresse albo-tomentosa et laxe patule glanduloso-pilosa. Calyces subsessiles, saepe horizontaliter patentes vel cernui, tubuloso-campanulati, dense appresse canescenti-tomentosi, insuper pilis longiusculis patulis plurimum glanduliferis subdense obsiti. Dentes calycini subinaequales, latitudine eorum circiter sesquilongiora, longitudine dimidium tubum subaequantes, copiose longe patule glanduloso-ciliati.

Cappadocia: „Ad Euphratem superiorem" (Montbret 1834/2195, MW — Typus).

Bentham schreibt „A descriptione *T. cani* F. & M. non differt nisi herba tomento brevissimo nec villo molli canescente et calycibus subsessilibus" und bezweifelt das Artrecht. In Wirklichkeit verhält sich die Sache so, daß beide Arten das streng angepreßte feinfilzige Indument der vegetativen Teile, ferner auch die locker angeordneten Scheinwirtel gemeinsam haben. *T. canum* ist jedoch viel kräftiger, mehr als dreimal so hoch, die unteren Blätter der blühenden Stengel sind absolut und relativ viel breiter, deutlich lappig gekerbt-gezähnt, die Sekundärnerven unterseits deutlich hervortretend, der Kelch ist breiter glockig, lang gestielt (bis Kelchlänge), die Kelchzähne breiter angesetzt, die Scheinwirtel reich- bis 6-blütig, überdies fehlen dem Indument der Blütenstandsachse und der Kelche fast vollständig die für *T. leucophyllum* und *T. ixodes* charakteristischen Drüsenhaare, die der Aufmerksamkeit Boissiers und Benthams entgangen sind. Über das Verhältnis zu *T. ixodes* siehe unter diesem.

7. ***T. ixodes*** Bornmüller, Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **37** (1927) 56.

T. divaricatum Sieb. var. *glanduloso-villosum* Haussknecht & Bornm., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **48** (1898) 82.

Abbildung: Abb. 11 und Fig. 31 a, b und 68.

Basi breviter tenuiter lignescens, surculos repentes non emittens. Caules floriferi 7—10 (—15) cm alti, subarcuati vel e basi geniculata ± erecti, subflexuosi, tenues, graciles, laxiuscule foliati, pilis brevissimis retrorsis appressis intertextis densissime albido-tomentosi. Folia subcoriacea oblongo-ovata usque elliptico-lanceolata, suplana vel saepius convexa, margine paulo revoluta, basi latiuscule cuneata non ciliata, indumento (ut in caule) subtus densiore subdiscoloria, omnia floralibus exceptis distincte petiolata, petiolo tertiam usque quartam partem longitudinis laminae attingente, apice acutiuscula, margine cartilagineo-incrassata, utrinque subregulariter breviter 6—7-crenato-serrata, nervis lateralibus

utrinque 4—5, subtus tenuiter distincte prominentibus, lamina latitudine 2(—2½)-plo longior, 12—15 m longa, 5—7 mm lata. Folia ramorum sterilium caulinis similia sed minora et magis revoluta. F o l i a f l o r a l i a inferiora calyces subaequantia caulinis similia sed subsessilia et basi ± rotundata, indumento minus arcte appresso, superiora quam calyces multo breviora, sensim inte-



Abb. 11. *T. ixodes*. Armenia, leg. cur. BORNMÜLLER (Typus)

griora, subangustius ovata, cartilagineo-mucronata, ut axis inflorescentiae praeter pilos brevissimos crispulos ± appressos pilis longioribus patulis pro parte glanduliferis obsita. V e r t i c i l l a s t r a ± remota, pauci-(2—4-)flora. P e d i c e l l i calycem subaequantes. C a l y c e s breviter tubuloso-campanulati, erecti vel patuli, saepe purpureo-suffusi, indumento denso maxima pro parte e pilis longiusculis patulis saepe glanduliferis consistente. Dentes calycini subinaequales triangulares, subito acuminati, latitudine eorum vix

(usque dimidio) longiores, dimidiam longitudinem tubi subaequantes, longe patule glanduloso-ciliati.

Armenia minor: In ditione oppidi Divriki, ca. 1000 m, VI. 1893 (legendum curavit BORNMÜLLER 3516, Bo, H — Typus).

T. ixodes steht offenbar dem auch ungefähr im selben Gebiet heimischen *T. leucophyllum* zunächst, mit dem es den zarten niedrigen Wuchs, die armblütigen Scheinwirtel und vor allem den auffallenden Gegensatz zwischen der streng angepreßten, feinfilzigen Behaarung der vegetativen und der vorwiegend abstehenden drüsentragenden der Blütenstandsregion gemeinsam hat. BORNMÜLLER mußte dieser Umstand verborgen bleiben, da er *T. leucophyllum* nur aus der Beschreibung kannte, in welcher das Drüsenindument nicht erwähnt wird. Im übrigen ist *T. ixodes* von *T. leucophyllum* durch viel breitere, flachere, deutlich gekerbt-gesägte und in Spreite und Stiel gegliederte Blätter mit unterseits deutlich vorspringenden Seitennerven, ferner durch langgestielte, breitere Kelche mit breiteren, kürzeren Zähnen deutlich verschieden. Freilich sind beide Arten bisher nur durch je eine Aufsammlung bekannt geworden und man kennt daher ihre Variationsbreite nicht.

8. ***T. canum*** FISCH. & MEY., Index seminum hort. Petropol. **1** (1835) 40 (non vidi); Linnaea, Literaturbericht **10** (1836) 105; BENTHAM ap. DC., Prodr. **12** (1848) 588 excl. var. BORNMÜLLER, Mitt. Thür. Bot. Ver., n. F. **37** (1927) 60.

T. Chamaedrys L. var. *canum* BOISS., Fl. or. **4** (1879) 816, p. p.

Abbildung: Fig. 32 und 69.

Basi breviter lignescens, surculos repentes non emittens. Caules floriferi virgati, elongati, 20—45 cm longi, arcuati vel stricte erecti, laxe foliati, appressissime brevissime cano-subtomentosi. Folia subcoriacea, inferiora anguste ovata, superiora ovato-lanceolata, convexa, margine valde revoluta, basi longiuscule sinuato-cuneata, apice obtusiuscula usque acutiuscula, margine utrinque breviter 6—8-crenato-serrata, nervis lateralibus utrinque 4—5, irregulariter furcatis, subtus tenuiter distincte prominentibus, discoloria, indumento subtus ut in caule, supra multo laxiore, petiolus non ciliatus, a lamina in foliis inferioribus et mediis quidem distinctus, tertiam circiter partem laminae aequans, in foliis summis brevissimus. Folia floralia infimis foliis caulinis similibus exceptis integerrima sessilia, valde revoluta, ovato-lanceolata, acuminata, non ciliata, quam calyces multo breviora. Verticillastra inferiora multi (± 6)-flora, numerosa, omnia valde re-

mota, indumentum axis inflorescentiae et caulis appresse tomentosum, superne pilis patulis longioribus eglandulosis ± immixtis. Pedicelli calycem ± aequantes. Calyx campanulatus, saepe purpureo-suffusus, erectus vel erecto-patulus, pilis eglandulosis omnibus patulis brevibus dense et pilis longioribus parce obsitus, pilis interdum perpaucis glanduliferis immixtis. Dentes calycini triangulares, subito breviter acuminati, suaequales, latitudine eorum vix longiores, longitudine dimidium tubum aequantes usque paulo superantes, margine dense brevissime et sparse longe ciliata.

Gesehene Herbarexemplare: „In collibus aridis lapidosis Somchetiae" (C. A. Meyer, B, MW — Typus), in aridis saxosis pr. Helenendorf Georgiae caucasicae (Hohenacker, Unio itineraria a 1838, B, MW).

Der Typus des *T. canum* ist durch hohen schlanken Wuchs, entfernte, reichblütige Scheinwirtel, streng angepreßtes Indument des Stengels und der Blätter, deren Neigung zur Einrollung, sowie durch relativ breite Kelche mit breit dreieckigen Zähnen gut gekennzeichnet. Die einzige mir überdies vorliegende Aufsammlung stimmt mit dem Typus überein, nur ist die ganze Pflanze, besonders auch die Infloreszenz, gedrungen. Es bleibt festzustellen, ob nur eine Standortsform vorliegt, oder eine beständige Abart.

T. canum bildet mit *T. ixodes* und *T. leucophyllum* eine gewiß natürliche Gruppe, deren Beziehungen untereinander vielleicht enger sind, als es augenblicklich erscheint, da jede dieser Arten nur durch ein bis zwei Aufsammlungen bekannt ist. Das gelegentliche Auftreten von vereinzelten Drüsenhaaren an den Kelchen des *T. canum* ist vielleicht auch als Hinweis in dieser Richtung aufzufassen. Als westmediterranes Gegenstuck zu diesen u. a. durch das streng angepreßte Indument und die Neigung zur Blatteinrollung gekennzeichnete Gruppe ist *T. Webbianum* und *T. Chamaedrys* ssp. *maroccanum* aufzufassen.

9. ***T. coniortodes*** Boiss. & Blanche in Boiss., Fl. or. **4** (1879) 818. Post, Fl. Syr. etc., ed 2, **2** (1933) 407.

Abbildung: Abb. 12 und Fig. 70.

Suffrutex basi crebre ramosus, ramos steriles subfiliformes procumbentes et floriferos ascendentes tenues, ad 15 cm longos, subacute quadrangulos emittens. Tota planta aequaliter indumento appressissimo canescenti e pilis brevissimis omnino eglandulosis consistente tecta. Folia minutissima, infima ad summum 10 mm longa, cuneato-oblonga, margine subrevoluta, utrinque

dentibus 2—3 subobtusis apicem laminae versus spectantibus provisa, breviter petiolata, superiora angustiora, apice tridentata, ceterum integra, brevius petiolata, acuta. Folia floralia plana, integerrima, lanceolata, calyces subaequantia. Folia omnia nervo mediano supra impresso, subtus prominente, nervis lateralibus indistinctis. Verticillastra biflora (raro infima quadriflora)



Abb 12 *T comortodes* — Syria, leg Blanche (Typus)

omnia remotiuscula, in racemos longos laxos tenues disposita. Pedicelli dimidium calycem circiter aequantes. Calyx tubuloso-campanulatus nervis indistinctis, dentibus subaequalibus lanceolatis, dimidium tubum aequantibus vel paulo longioribus.

Syria: Ad radices orientales m. Gebel Abiat deserti syriaci inter Hama et Palmyra (Blanche 3730, H — Typus).

Das Exemplar ist äußerst dürftig und läßt die Gestalt der unteren Blätter nicht erkennen, so daß diese nicht abgebildet werden

konnten. — Über die verwandtschaftliche Stellung bemerkt Boissier: „... facies *T. microphylli* et *leucophylli*, a priore foliis utrinque canis, a posteriore foliorum forma, ab utroque racemo longo laxo discedens".

10. ***T. fragile*** Boiss., Elenchus pl. nov. Hisp. (1838) 167; Boiss., Voy. Bot. Espagne (1845) 514, T. 149; Willkomm & Lange, Prodr. Fl. Hisp. **2** (1870) 474.

Abbildung: Fig. 33 und 71.

Basi lignescens, subcaespitosum, ramos flexuosos filiformes procumbentes emittens. Tota planta pilis patulis partim glanduliferis longis et brevioribus densiuscule obsita cinerascens. Folia minutissima 4—6 mm longa et lata, concoloria, nervis lateralibus utrinque 3—4, subtus valde prominentibus, lamina rotundato-spathulata, utrinque subirregulariter 4—6 pectinato- usque crenato-incisa, basi sinuato-subtruncata inferiora quidem longiuscule cuneato-petiolata. Folia floralia ovato-cuneata, subsessilia, quam calyces breviora, antice crenulato-incisa. Verticillastra plerumque 4-flora, pauca, capitato-congesta. Pedicelli florum infimorum dimidiam longitudinem calycis superantes. Calyx tubuloso-campanulatus, ± 7 mm longus, dentibus subaequalibus triangulari-lanceolatis sensim longe angustatis, dimidia longitudine tubi longiores. Nervi calycini 10 prominentes. Indumentum calycis e pilis longis tenuibus copiosis plurimis glanduliferis consistens.

Gesehene Herbarexemplare: Spanien: Granada: Sierra de la Sagra, roch calc. éscarp., 1800 m (Reverchon 1900/1116, UW), Sierra Tejeda, 3000—4000′ (Boissier, MW, UW — Typus), ebendort, in rupium fissuris part. septentr. sol. calc. 1100—1300 m (Huter, Porta & Rigo 1879/1124, MW), ebendort, in rup. calc. 300—1500 m (Porta & Rigo 1895/402, Ha). — Prov. Almeria: Almeria: Sierra de Maimon, rochers calcaires éscarpées, 1700 m, rare (Reverchon 1899/1116, MW, R).

11. ***T. intricatum*** Lange, Kjoeb. Vidensk. Meddel (1863) 21; Icon. Pl. nov. hisp. (1864—66), T. 16 (non vidi); Willkomm & Lange, Prodr. Fl. hisp. **2** (1870) 474.

Abbildung: Fig. 34 und 72.

Suffrutex humilis ramis crassiusculis ± divaricatis deflexis vel ascendentibus, omnino pilis brevissimis et longioribus patulis mollibus subdense tomentosus. Folia minutissima, ad summum 8 mm longa, 5 mm lata, brevissime petiolata, e basi sinuato-

cuneata elliptica vel subspathulato-ovata, obtusa, crassiuscula, margine revoluto-incrassata, utrinque ± profunde 2—4-crenato-serrata, apice obtusa, nervatura subtus reticulato-foveolata, indumento denso cinereo-virentia, concoloria. Folia floralia similia sed valde diminuta sessilia Flores bini oppositi, in racemis laxiusculis paucifloris dispositi, inferiores quidem longe pedicellati, pedicello calyce subtriplo breviore. Calyx tubuloso-campanulatus, ± 7 mm longus, dentibus subaequalibus triangularibus acuminatis tubo subtriplo brevioribus, nervatura indistincta.

Gesehene Herbarexemplare: Spanien: Granada Almeria, in rupibus maritimis (Lange, Ha, Kern. — Typus), Almeria, Barranco del Caballar, in rup. calc., 100—200 m (Porta & Rigo 1890/324, MW), in rupium calc. fissuris ab Almeria occidentem versus, raro florens (Huter, Porta & Rigo 1879/1125, MW).

12. ***T. microphyllum*** Desf., Choix. Coroll. Tournef. **18** (1808) tab. 11; Bentham, Lab. (1830) Benth. ap. DC., Prodr. **12** (1848) Boiss., Fl. or. **4** (1879) 817; Halácsy, Consp. Fl. gr. **2** (1902) 475; Hayek, Prodr. fl. Balc. **2** (1928) 246.

T. quadratulum S. & S., Prodr. Fl. gr. **1** (1806) 391; Fl. gr. **6** (1826) 25, tab. 530, non Schreb.

Abbildung · Fig. 36 a, b und 74.

Suffruticoso-caespitosum depressum, basi crasse lignescens, inferne ramosissimum. Rami floriferi divaricati, tenues, flexuosi dense foliosi, acutiuscule quadranguli, appressissime brevissime cano- vel albido-tomentosi. Folia minutissima, 3—6 mm tantum longa, cuneato-ovata, breviter usque subpetiolata, apice acuta, utrinque 2—4-crenato-denticulata, margine incrassato-revoluta, discoloria, supra viridia, sparsissime pilosula, subtus appressissime cano- vel albido-tomentosa, nervo mediano supra profunde immerso, lateralibus indistinctis. Folia floralia quam calyces semper breviora, subintegra. Flores semper bini, oppositi, infimi brevissime pedicellati, superiores in racemum subunilateralem brevem congesti. Calyx campanulatus, 6 mm longus, nervis 10, commissuralibus indistinctis, dense brevissime appresse tomentosus, pilis longioribus patulis minutissime glanduliferis ± sparse immixtis vel omnino deficientibus. Dentes calycini triangulares, longitudine tubi breviores usque eam subaequantes.

Verbreitung: Südägäische Inseln: Kreta, Karpathos, Kykladen (Kato-Kuphonisi, Rech. fil. 4983); näheres vgl. Rech. fil., Flora Aegaea, mscr.

13. ***T. marum*** L., Sp. pl. (1753) 564; SCHREB., Pl. Verticill. Unilab. (1774) 36; BENTHAM, Lab. Gen. et Spec. (1836) 681; BENTHAM ap. DC., Prodr. **12** (1848) 589; BRIQUET, Lab. Alp. marit. (1891) 127.

Chamaedrys marum MOENCH, Method. (1794) 383.

T. maritimum LAM., Fl. Franc. **2** (1779) 414.

Abbildung: Fig. 35 a, b und 73.

Frutex 30—50 cm altus. Rami erecti, cicatricosi, internodiis brevissimis, dense foliati, hornotini steriles ± divaricati, cum pagina inferiore foliorum brevissime dense valde appresse canotomentosi. Folia breviter petiolata, e basi cuneata lanceolata vel ovato-lanceolata acuta, integerrima, convexa, margine ± revoluta (rarissime dente uno alterove indistincto praedita), parva, ad summum 8 mm longa, 3 mm lata, discoloria, supra laxe pilosa, subtus dense tomentosa. Folia floralia quam calyces multo breviora, ovata, acuta, subsessilia. Flores bini oppositi, in racemos ± densos congesti, breviter pedicellati. Calyx patulus oblique campanulatus, ad 6 mm longus, nervatura indistincta, indumento densissimo patulo, e pilis logioribus eglandulosis et brevioribus glanduliferis consistente, dentibus triangulari-lanceolatis subaequalibus acuminatis tubo subtriplo brevioribus.

Gesehene Herbarexemplare: Frankreich: Iles d'Hyères (GRENIER, MW; SONDER, MW). — Spanien: Regnum Valentinum (coll. ign., ex Hb. JACQUIN, MW). — Marokko: Djebel Habibi (GANDOGER, MW); Dj. Anna (GANDOGER, MW). — Korsika (HOHENACKER, Arzneipfl. Nr. 332, UW); Bastia (MABILLE 47, H, MW, UW); KUEGLER, H; SIEBER, MW; DEBEAUX, MW, UW; SPENCER, MW); Bastelica (REVERCHON 1878/144, Ha, MW), Bonifacio, substr. calc. et granit. (REQUIEN in BILLOT, Fl. gall. et germ. exs. 618, MW; REVERCHON 1880/144, UW, MW); Corte (AUTHEMAN, Ha; BURNOUF in MAGNIER, fl. sel. exs. 1263, Ha, MW, UM); Otta (REVERCHON 1885/144, H, Ha, MW, UW; REVERCHON in BAENITZ hb. eur. 6695, H, Ha); Boccogesano? (KUEGLER, H); Piana (BLANCHE 495, H). — Sardinien: Cagliari (BORNEMANN, H; SARDAGNA H, UW), römisches Theater (ASCHERSON & REINHARD, H); Sassari (VACCARI in Fl. ital. exs. 898, UW; NICOTRA in DÖRFLER, hb. norm. 5307, H, MW, UW; San Teresa Gallura, pr. Tempio (REVERCHON 1881/144, Ha, MW); Prov. Iglesias (coll. ign., H); Isola Maddalena (VACCARI, MW); Ins. Santi Petri (DE NOTARIS, MW). — Ferner angeblich: „Inter Seytun et Bebehan" (HAUSSKNECHT, H).

14. ***T. ramosissimum*** DESF., Fl. Atl. **2** (1800) 4, Tab. 118;

Benth., Lab. (1836) 682; Benth. ap. DC., Prodr. **12** (1848) 589; Bonnet & Barratte, Pl. vasc. Tunis (1896) 344.

Abbildung: Fig. 37 und 75.

„Frutex incanus tomentosus erectus 8—15 cm. Rami numerosissimi, filiformes. Folia candida superne pallidiora magnitudine fere *T. Mari* L. petiolata, obovata seu ovato-rhomboidea, inferne nervosa crenata. Flores parvi axillares et terminales, solitarii, subsessiles, folio breviores. Calyx tenuis elongatus candidus quinquedentatus; dentibus acutis subaequalibus. Corolla violacea. Tota planta odorem suavissimum spirat. Habitat in rupium fissuris prope Cafsam."

Bonnet & Barrate geben die Pflanze ferner noch von folgenden Fundorten an: Dj. Bou-Hedma, Dj. Sened, El-Aieicha.

Tunetia meridionalis: Sakket (Murbeck, UW).

15. ***T. Yebrudi*** Post, Plantae Postianae **2** (1892) 15; Post, Flora of Syria, Palestine and Sinai, 2. ed., **2** (1933) 407.

„Resembles *divaricatum,* but 0,1 to 0,15 high, brittle, densely greytomentose. Leaves sessile, oblong to oblong-linear, not narrowed at the base, stellate-soft-hairy, regularly crenate, with revolute margin. 0,008 to 0,12 long, 0.004 wide. Whorls 2-flowered, pedicels about as long as calyx. Calyx viscid, hispidulus, with triangular teeth, shorter than tube. Corolla purple, 0,013 long, twice as long as calyx. — July, Aug. Fissures of rocks, end. Antilebanon near Yabrud (Post 144)."

16. ***T. Socinianum*** Boiss., Fl. or. **4** (1879) 818; Post, Fl. Syr. etc. ed. 2, **2** (1933) 407.

„Basi suffrutescens, ramosissimum, ramis pumilis ascendentibus herbaceis canis in racemum oblongum laxiusculum abeuntibus, foliis parvis sessilibus tomentoso-cinerascentibus marginibus convolutis lineari-cylindricis in lobulos ovatos crispos utriusque marginis contiguos pinnatilobatis, floralibus ellipticis acutis planis calyce brevioribus, floribus binis oppositis, pedicellis calyce brevioribus suffultis, calycis campanulati viscido-hispidi basi subgibbi, dentibus lanceolatis acutissimis subaequalibus tubo duplo brevioribus, corolla purpurea calyce 2½-plo longiore, staminibus longe exsertis.

Hab. in clivo orientali Antilibani prope pagum Malula, 9 leucas ad septentr. Damasci situm (clar. Dr. Socin).

Rami novelli 3—4 pollicares, racemus tandem bipollicaris, folia more *Salviae santolinaefoliae* convoluta et pectinatim lobulata,

5—6 lineas longa, lineam lata, calyces eis *T. divaricati* vix minores. Inter affinia foliis convolutis pectinatis insigne."

17. ***Teucrium barbarum*** Jahand. et Maire, Bull. Soc. Hist. Natur, Afrique du Nord **19** (1928) 85.

„Fruticosum; caules erecti, valde ramosi ramis virgatis erectis. Rami annotini plus minusve glabri, teretes, suberosi, fusco-rubri; novelli subtetragoni rufo-brunnei, pilis stellatis cinereo-puberuli, praeterea glandulis globosis subsessilibus permultis praediti. Folia inferne conferta superne laxissima, usque ad 27 mm longa et ad 14 mm lata, ovato-rhomboidea, apice obtusa subrotundata, basi in petiolum brevissimum anguste alatum sensim attenuata, in dimidia parte superiore alte dentata dentibus obtusis interdum subcreniformibus, in pagina superiore viridia, pilis stellatis brevissimis laxe puberula, sparse glandulosa, pennatinervia nervis impressis, in pagina inferiore crebrius glandulosa et puberula, interdum plus minusve incana, nervis prominulis valde puberulis, margine leviter revoluta, aestate decidua. Folia axillaria fasciculata, minuta, incano-tomentella, diutius persistentia. Inflorescentia e racemulis subglobosis, in axillis foliorum floralium evolutis, longiuscule pedunculatis, remotis, spicastrum laxum efformantibus, constans. Folia floralia sub anthesi saepius decidua, ovata-lanceolata apice subacuta, basi in petiolum brevissimum attenuata, integra l. apice parce dentata, utrinque plus minusve incano-tomentella. Racemuli axillares creberrime foliosi folia opposita, floralibus conformia sed reducta, infima sterilia, interdum folia axillaria fulcrantia, media et superiora florem singulum fulcrantia. Flores breviter pedicellati pedicello longe et patule villoso, c. 2 mm longo. Calycis c. 8 mm longi, basi viridis, apice saepe violascentis, extus longe et patule villosi et dense glanduloso-pilosi tubus obconicus, 10-nervius, intus fauce longe villosus; dentes subaequales tubum subaequantes, omnes ovato-oblongi acutiusculi, 3-nervii, intus laxe glandulosa-pilosi, posteriores 2 paullulum latiores. Corollae calyce plus duplo majoris extus pilis glandulosis brevibus, eglandulosis paullo, longioribus parcis immixtis, pubescentis, dilute roseae, lacinia anterior rotundata, laciniae laterales ovatae breves ¼ anterioris adtingentes, posteriores lanceolatae, longe adtenuatae, acutae, inaequilaterales, recurvae, ½ anterioris adtingentes. Filamenta glabra purpurascentia, antherae ovatae, aurantiopurpureae, glabrae. Ovarium villosum et glandulis sessilibus creberrimis obsitum; stylus glaber purpurascens. Achaenia haud visa.

Hab. in calvitiis quercetorum et callitrietorum Imperii maroccani centralis, solo calcareo nec non siliceo, ad alt. 300—1300 m, julio florens: in monte Zerhoun prope Mrassin (POWELL, 1921; MAIRE, 1926); in monte Zalagh supra urbem Fes (MAIRE, 1923); in Atlante Medio supra Qued Ammassin (MAIRE, 1923) et supra Khenifra (JAHANDIEZ, 1925); in montibus Zaianicis prope Bou-Chmil (EMBERGER et MAIRE, 1926); inter urbes Meknes et Fes (JAHANDIEZ, 1921). — Typus in Herb. Univers. Algeriensis, in Herb. Inst. Imper. Scient. Rabatensis et in Herb. JAHANDIEZ.

T. barbarum juxta *T. flavum* L., *T. divaricatum* SIEB., *T. canum* F. et M., *T. rupestre* Coss. et *T. lucidum* L. collocandum. *T. flavum* et *T. divaricatum* recedunt foliis villosis, floralibus late ovatis subcymbiformibus, calycis dentibus anguste lanceolatis acutissimis etc.; *T. canum* floribus longe pedicellatis, indumento, calycis dentibus valde acuminatis etc.; *T. rupestre* Coss. foliis cordatis, inflorescentia brevi conferta etc.; *T. lucidum* glabritie, calyce campanulato-tubuloso, corolla purpurea etc."

Zweifelhafte Arten:

T. myrtifolium POIR., Suppl. **2**, 766.

T. nitidum SCHREB., Pl. verticill. Unilab. (1774) 35.

T. quadratulum SCHREB., l. c. 36.

T. regium SCHREB., l. c. 35.

T. multiflorum L., Cod. Nr. 4130; BENTHAM Lab. 588; WILLKOMM Prodr. 273.

T. canum γ. *latifolium* BENTHAM ap. DC., Prodr. **12**, 589.

Aus der Sektion auszuschließende Arten:

T. persicum BOISS., Diagn. ser. 1, **5** (1844) 42.

T. subspinosum FOURR. ex WILLD., Enum Hort. Berol (1809) 596.

T. rupestre COSSON & BALANSA, Bull. Soc. Bot. France **20** (1873) 259.

Namensverzeichnis (Gültige Namen sind gesperrt gedruckt)

Bestimmungsschlüssel

1a Dentes calycini submutici vix tertiam partem tubi aequantes. Folia minutissima orbiculato-spathulata, petiolo longo laminam aequante suffulta
14. ***T. ramosissimum*** DESF.

1b Dentes calycini acuti vel acuminati, saepissime longiores. Folia in speciebus plurimis crenata vel incisa vel serrato-lobata. si integra, latitudine eorum manifeste longiora et breviter petiolata 2

2a Lamina foliorum latitudine ad summum duplo (rarissime 2⅓-plo) longior 4

2b Lamina foliorum latitudine triplo vel pluries longior 3

3a Folia subplana vel superiora ± revoluta, in dimidio superiore minute cartilagineo-serrulata. In regione florifera pili stipitati glanduliferi copiose immixti. Dentes calycini dimidium tubum circiter aequantes
6. ***T. leucophyllum*** MONTBR. & AUCH.

3b Folia saepe valde revoluta, rarius plana, integerrima vel utrinque 10—12-crenata. Glandulae stipitatae etiam in regione florifera nullae. Dentes calycini tubo ¼-plo breviores . . . . 5. ***T. Webbianum*** Boiss.

4a Frutex foliis minutissimis oblongis vel oblongo-ovatis saepissime integris, ramis erectis cicatricosis, internodiis brevissimis . . 13. ***T. marum*** L.

4b Suffrutices vel plantae caespitosae basi breviter lignescentes, foliis nunquam integris 5

5a Planta omnino glaberrima. Caules acute quadranguli. Racemi e verticillastris plurimis compositi elongati . . . . 2. ***T. lucidum*** L.

5b Plantae fere semper ± pilosae. Caules floriferi obtuse quadranguli vel subteretes 6

6a Caules floriferi deflexi substrato appressi, apice tantum ascendentes. Folia minutissima nunquam ultra 6 (—8) mm longa 7

6b Caules floriferi arcuato-ascendentes vel erecti Folia mediocria vel magna, ultra 6 mm longa 9

7a Verticillastra plerumque biflora 8

7b Verticillastra plerumque quadriflora. Indumentum patulum partim glanduliferum. Folia utrinque 4—6-pectinato- vel crenato-incisa Dentes calycini dimidio tubo longiores . . . . 10. ***T. fragile*** Boiss.

8a Indumentum canum appressissimum. Folia discoloria acuta, acutiuscule crenato-dentata. Nervatura subtus tenuiter prominens. Rami floriferi tenues flexuosi . . . . 12. ***T. microphyllum*** Desf.

8b Indumentum breve patulum Folia concoloria, obtusa, levissime obtuse crenata, nervatura subtus reticulato-foveolata. Rami floriferi crassi, rigiduli 11 ***T. intricatum*** Lange

9a Planta stolones repentes subterraneos emittens caespitosa, ima basi tantum breviter lignescens . . . . 1. ***T. Chamaedrys*** L.

9b Plantae surculos repentes non emittentes, basi breviter vel longe lignescentes (confer etiam *T. Chamaedrys* ssp. *sinuatum*) 10

10a Plantae basi breviter lignescentes, ramis ± tenuibus, foliis parvis usque mediocribus, indumento apresso cano. Asiae occid. incolae 11

10b Suffrutices basi longe lignescentes, ramis crassis, foliis mediocribus vel magnis (indumento valde variabiles), reg. mediterr incolae 13

11a Verticillastra ± 6-flora Planta elata Folia lobulato-crenata, latiuscula 8. ***T. canum*** Fisch & Mey.

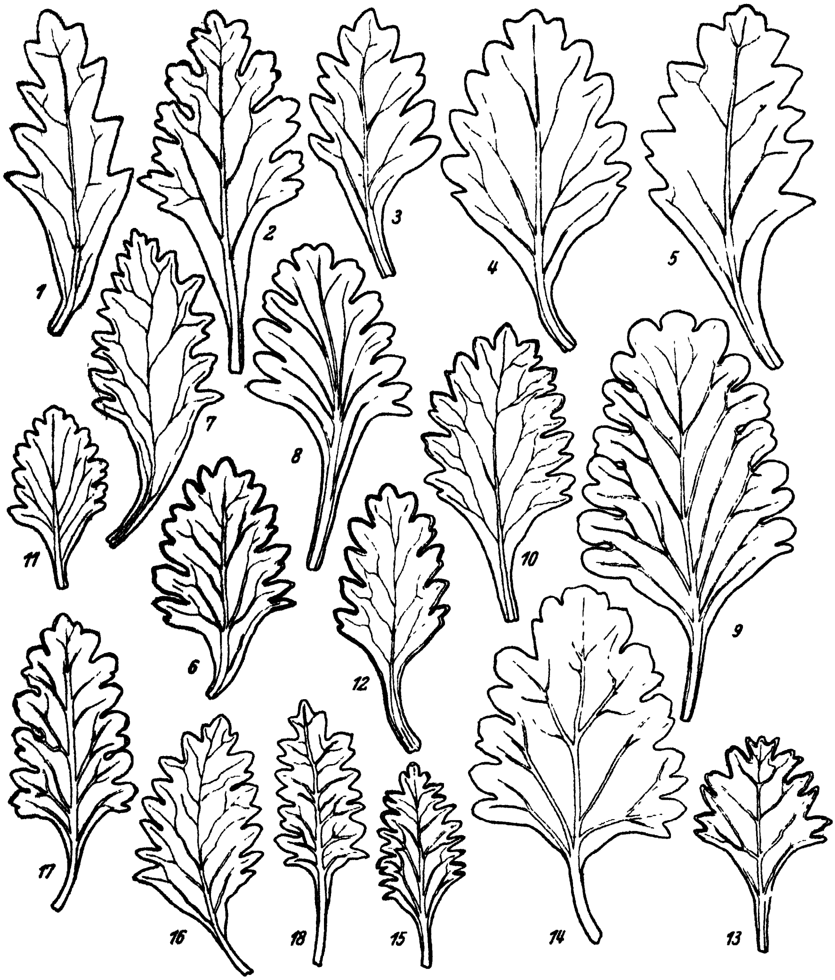
11b Verticillastra 2—4-flora. Plantae humiles. Folia breviter crenato-dentata vel subintegra 12

12a Folia minuta subintegra. Indumentum omnino appressissimum canescens eglandulosum . . . . 9. ***T. coniortodes*** Boiss & Blanche

12b Folia 12—15 mm longa, utrinque breviter 5—6-crenato-dentata Pili glanduliferi patuli indumento regionis floriferae immixti 7. ***T. ixodes*** Bornm.

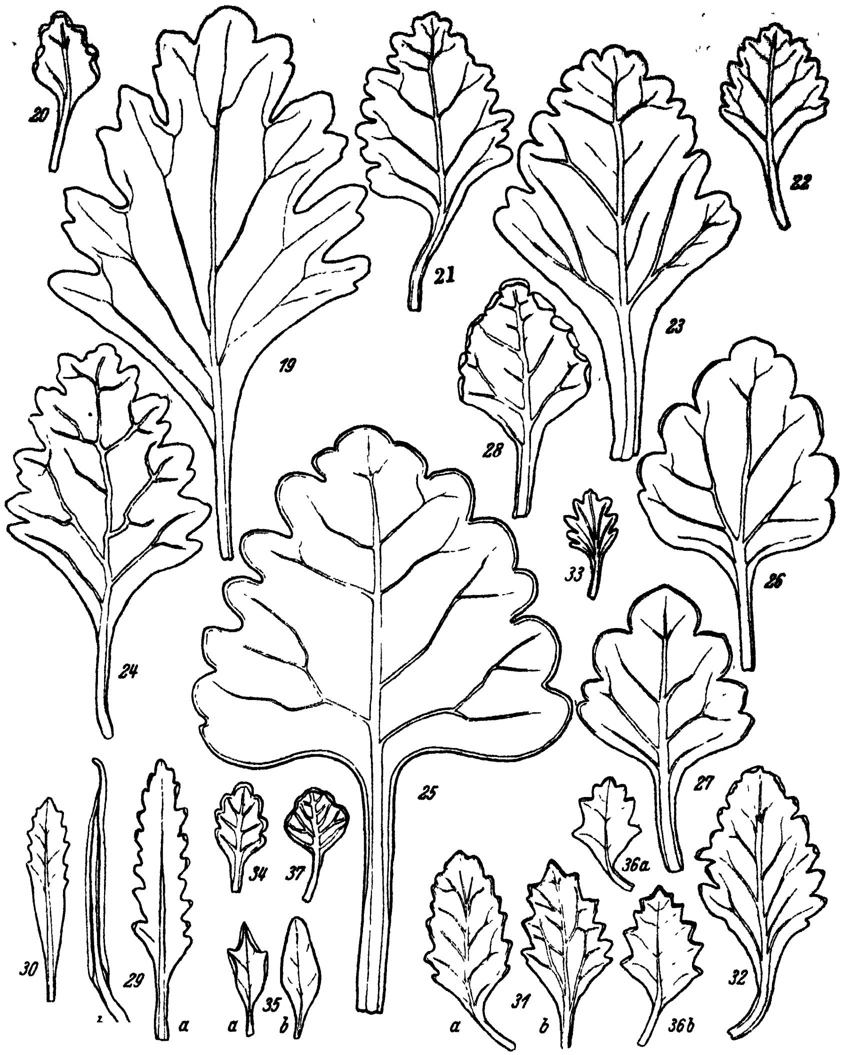
13a Flores flavi. Folia magna usque mediocria, latitudine saepe vix usque 1½-plo longiora, basi truncata vel late cuneata, ambitu rotundato-triangularia, rarius ovata, crenis latis integris Petiolus laminae latitudinem subaequans 4. ***T. flavum*** L.

13b Flores rosei vel purpurei. Folia mediocria usque parva, basi cuneata latitudine semper evidenter longiora, irregulariter breviter subduplicato- vel sublobato-crenata. Petiolus laminae latitudine semper brevior 3. ***T. divaricatum*** Sieb. ex Boiss.



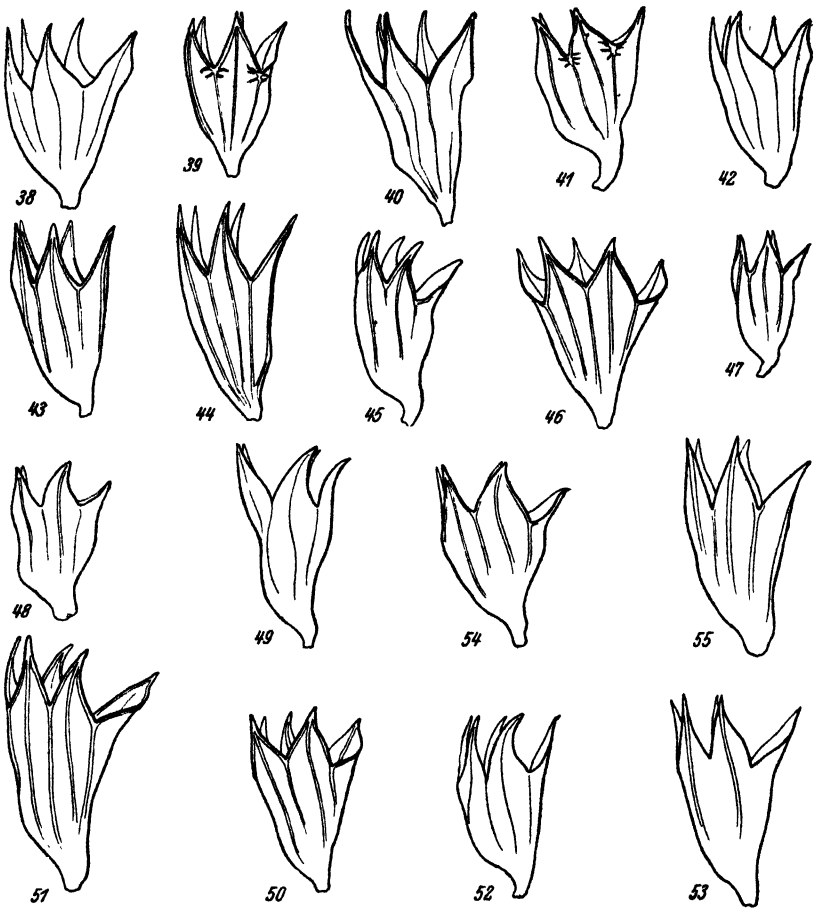
Tafel I. Mittlere Stengelblätter der Unterarten von *T. Chamaedrys* L. Die Behaarung ist überall weggelassen. (Vergrößerung etwa 1⅓fach.)

1. ssp. *eu-Chamaedrys* var. *oxyodon;* M. Malevo, LEONIS, Typus. — 2. ssp. *eu-Chamaedrys* var. *illyricum*; San Stefano, BORNMÜLLER, Typus. — 3. ssp. *eu-Chamaedrys* var. *tiroliense*; Virgl, F. HERMANN, Typus. — 4. ssp. *eu-Chamaedrys* var. *bavaricum*; Berchtesgaden, F. HERMANN, Typus. — 5. ssp. *lydium;* O. SCHWARZ 818, Typus. — 6. ssp. *algeriense*; BALANSA 827, Typus. — 7. ssp. *pectinatum*; RECH. fil. 433, Typus. — 8. ssp. *olympicum*; M. Olymp, HANDEL-MAZZETTI, Typus. — 9. ssp. *trapezunticum*; SINTENIS 3424, Typus. — 10. ssp. *nuchense*; Nuchi, C. KOCH, Typus. — 11. ssp. *syspirense*; C. KOCH, Typus. — 12. ssp. *syspirense* var. *hirsutum;* PAREYSS 48, Typus. — 13. ssp. *tauricolum* KOTSCHY 77 a, Typus. — 14. ssp. *sinuatum;* KOTSCHY 351, Typus. — 15. ssp. *germanicum*; Neinstedt, F. HERMANN, Typus. — 16. ssp. *pinnatifidum;* SENNEN 6168, Typus. — 17. ssp. *Albarracini;* SENNEN 6970. — 18. ssp. *maroccanum;* Djebel Bouachful; IBRAHIM, Typus.



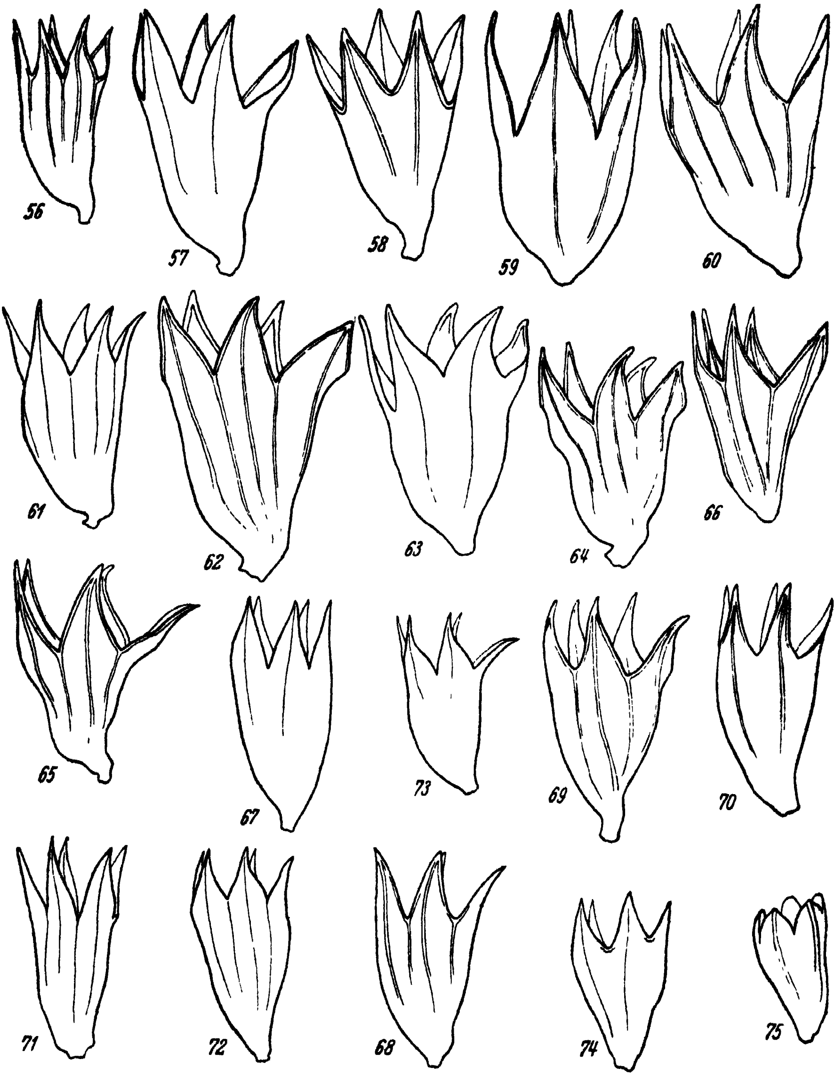
Tafel II. Blätter von *Teucrium*-Arten. Die Behaarung ist überall weggelassen. (Vergrößerung etwa 1½fach.)

19. *lucidum*; PROAL 658. — 20.—24. *divaricatum:* 20. ssp. *Sieberi*; Merabello, SIEBER, Typus. 21. ssp. *villosum*; Saida, GAILLARDOT, Typus 22. ssp. *graecum*; ORPHANIDES 542. 23. ssp. *athoum*; BORNMÜLLER & SINTENIS 745. 24. ssp. *canescens*; SINTENIS & RIGO 573. — 25.—28. *flavum*: 25. ssp. *pilosum* var. *cinerascens*; Fl. exs. austr.-hung. 2641. 26. ssp. *glaucum*; Korsika, KUEGLER. 27. ssp. *hellenicum*; M. Hymettus, SPRUNER, Typus. 28. ssp. *gymnocalyx*; Parnes, TUNTAS, Typus. — 29. *Webbianum:* a) Sierra Nevada, BOISSIER, Typus; b) PORTA & RIGO 621. — 30. *leucophyllum*; MONTBRET 2195. — 31. a), b) *ixodes*; BORNMÜLLER 3516. — 32. *canum*; FISCHER & MEYER, Typus. — 33. *fragile*; Sierra Tejeda, BOISSIER, Typus. — 34. *intricatum*; HUTER, PORTA & RIGO 1125. — 35. a), b) *marum;* Cagliari, SARDAGNA s. n. — 36. a), b), *microphyllum;* REVERCHON 206. — 37. *ramosissimum*; Tunis, MURBECK. (Von *T. coniortodes* wurde kein *Blatt abgebildet.)*



Tafel III. Kelche der Unterarten von *T. Chamaedrys* L. Die Behaarung ist überall weggelassen. (Vergrößerung etwa 3fach.)

38.—41. ssp. ***eu-Chamaedrys:*** 38. var. ***oxyodon***. 39. var. ***illyricum***. 40. var. ***tiroliense***. 41. var. ***bavaricum***. — 42. ssp. ***lydium***. — 43. ssp. ***algeriense***. — 44. ssp. ***pectinatum***. — 45. ssp. ***olympicum***. — 46. ssp. ***trapezunticum***. — 47. ssp. ***nuchense***. — 48. ssp. ***syspirense***. — 49. ssp. ***syspirense*** var. ***hirsutum***. — 50. ssp. ***tauricolum***. — 51. ssp. ***sinuatum***. — 52. ssp. ***germanicum***. — 53. ssp. ***pinnatifidum***. — 54. ssp. ***Albarracini***. — 55. ssp. ***maroccanum***. — Als Vorlagen dienten dieselben Exsikkaten wie bei den Blättern mit Ausnahme von ssp ***maroccanum***; Djebel Rat, IBRAHIM.



Tafel IV. Kelche von *Teucrium*-Arten. Die Behaarung ist überall weggelassen. (Vergrößerung etwa 3fach.)

56. ***lucidum***. — 57.—61. ***divaricatum:*** 57. ssp. ***Sieberi***. 58. ssp. ***villosum***. 59. ssp. ***graecum***. 60. ssp. ***athoum***. 61. ssp. ***canescens***. — 62.—65. ***flavum:*** 62. ssp. ***pilosum*** var. ***cinerascens***. 63. ssp. ***glaucum***. 64. ssp. ***hellenicum***. 65. ssp. ***gymnocalyx***. — 66. ***Webbianum***. — 67. ***leucophyllum***. — 68. ***ixodes***. — 69. ***canum***. — 70. ***coniortodes***; BLANCHE 3730, Typus. — 71. ***fragile***. — 72. ***intricatum***. — 73. ***marum***. — 74. ***microphyllum***. — 75. ***ramosissimum***. — Als Vorlagen dienten dieselben Exsikkaten wie bei den Blättern.

Die Bedeutung von Goethes Versuch über die Metamorphose der Pflanze für den Fortgang der botanischen Morphologie.

Von Otto Schonewille, Berlin

Inhaltsübersicht

Einleitung.

Es dürfte zwar hinreichend genug bekannt sein, doch, wie es scheint, zur Zeit nicht überall im Bewußtsein gleichmäßig gegenwärtig, zu welchen hochbedeutsamen Erkenntnissen sowohl im Tier- wie im Pflanzenreich die vergleichend-morphologische Forschungsweise geführt hat. Auf botanischem Gebiete sei nur an Wilhelm Hofmeisters umwälzende Entdeckungen der verschiedenen Homologien bei Farn- und Blütenpflanzen erinnert. Es dürfte aber auch dem fernerstehenden Beobachter nicht ganz entgangen sein, daß die vergleichende botanische Morphologie heute, indem sie sich auf ihre geistigen und methodischen Grundlagen besinnt und diese klarer als bisher zu erkennen trachtet, von neuem in einem erfolgreichen Weiterschreiten begriffen ist.

Vorliegende Untersuchung ist, wie schon der Titel andeutet, historischer Natur. Freilich wird damit nicht zum erstenmal Goethe als Schöpfer der Methodik einer vergleichenden Pflanzenmorphologie vor Augen gestellt. Doch wird gleichzeitig eine zweite Frage, die im Nachfolgenden mit jener anderen verknüpft erscheint, einer Lösung entgegengeführt, was bisher niemals versucht worden

war: Förderte GOETHE in seiner berühmten Abhandlung („Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären“, Gotha 1790) denn auch Einzeltatsachen, Einzelerkenntnisse zutage, solche etwa, die dem historischen Blick zunächst wieder entzogen wurden, weil sie in der Folgezeit eingereiht worden sind? Wenn gleichfalls mit uneingeschränktem Ja geantwortet werden muß, so geschieht das hier auf Grund eingehenden historischen Vergleichs. Es wurden die Auffassungen, wie sie von den bedeutendsten Botanikern insbesondere des 16., 17. und 18. Jahrhunderts herrühren, über den Aufbau und die Organe der höheren Pflanzen bis zu GOETHE hin aufgesucht und gedeutet und denjenigen GOETHES gegenübergestellt. Hier und da wurde die Folgezeit mit herangezogen. Soweit als irgend möglich, habe ich mich dabei stets an die Quellenschriften gehalten. Wie jene Einzelerkenntnisse GOETHES aussehen, wird man aus den einzelnen Abschnitten meiner Darlegungen ersehen. Daß es sich durchaus um grundlegende für unsere Anschauung über die Gestaltung der Blütenpflanzen handelt, die uns heute gang und gäbe sind, wird jedermann leicht einsehen.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit gab mir Herr Professor Dr. WILHELM TROLL. Ihm, wie auch Herrn Professor Dr. GÜNTHER SCHMID, Halle, und Herrn Professor Dr. JULIUS SCHUSTER, Berlin, bin ich für ihr stetes Interesse und viele Ratschläge zu größtem Dank verpflichtet.

1. *Allgemeiner Aufbau des Sprosses*

Das Altertum hatte vom Aufbau des Sprosses noch keine klare Vorstellung. Und auch in der botanischen Literatur des Mittelalters finden wir nur vereinzelt diesbezügliche Hinweise.

Als ersten Ansatz zu einer naturgemäßen Auffassung vom Sproßaufbau müssen wir die Beschreibung des Stengels ansehen, die der Schwabe Graf von Bollstädt, der spätere Regensburger Bischoff ALBERTUS MAGNUS (1193—1280), in seinen Büchern „De Vegetabilibus“ gibt. Er macht hier bereits auf die Knoten aufmerksam. „Nodus autem voco junctuararum colligationem, sicut sunt nodi in vitibus“ (1). Desgleichen bemerkte er die Gliederung des Stengels in Internodien, für die er den Ausdruck Centinodia gebraucht: „Centinodia ... crura (= Stamm) habet composita ex infinitis nodis“ (2). Auch OTTO BRUNFELS (um 1488—1534), der Verfasser der Herbarum vivae eicones (Straßburg 1530—32), des ersten gedruckten Kräuterbuches, benutzt bei seinen einfachen und un-

zureichenden Pflanzenbeschreibungen hin und wieder den Ausdruck „Knoten“ (nodus).

Eine klare Definition des Internodiums, zwar ohne die Knoten zu erläutern, gibt aber zuerst LEONHART FUCHS (1501—1565), einer der bedeutendsten deutschen „Väter der Botanik“. Auf den ersten Seiten seiner Historia stirpium (Basel 1542) heißt es bei einer Nomenklatur der Pflanzenorgane: „Internodium ist, was zwischen den Abgliederungen oder Knien in der Mitte liegt“ (3). Außer der Gliederung der Sproßachse in Internodien bemerkte FUCHS schon die Lage der Seitenknospen: „Alae sind die Höhlungen (Winkel) zwischen dem Stengel und seinen Zweigen (den Blättern), aus welchen neue Sprosse hervortreten“ (4).

Auch REMBERT DODOENS (Dodonaeus, 1517—1586, Professor in Leiden), der als erster Botaniker unter den Niederländern viele neue Pflanzen untersuchte und sich dadurch große Verdienste erwarb, gibt in seinen umfangreichen (872 Seiten starken) „Stirpium historiae pemptades“ (Antwerpen 1583) auf einer Seite zusammengedrängt eine Nomenklatur der Pflanzenteile. Seine Definition der Sproßachse ist aber ohne Bedeutung, so daß wir sie hier übergehen können.

Einen gewaltigen Fortschritt in der Erkenntnis unseres Gegenstandes bedeuten erst die gründlichen Beschreibungen der Pflanzenorgane, die JOACHIM JUNG(IUS) 1678 in seiner Isagoge phytoscopia gab. Über diese Beschreibungen hinausgehend, verglich JUNGIUS die Pflanzenteile untereinander und machte auf ihr Verhältnis zueinander aufmerksam. Wir müssen deshalb JUNGIUS als den ersten Vorläufer GOETHES bei einer vergleichend morphologischen Betrachtungsweise des Pflanzenreiches ansehen. Als Rektor des Gymnasiums in Hamburg, wo er 1657 starb, lehrte er — der berühmte Logiker — außer Botanik und Zoologie besonders Mathematik und Physik. Seine mathematische Denkweise spiegelt sich oft in seinen Definitionen wieder. So ist nach ihm der Stengel derjenige obere Teil der Pflanze, „welcher in der Weise in die Höhe gestreckt ist, daß darin eine Hinter- und Vorderseite, eine rechte und linke sich nicht unterscheiden“ (Caulis est pars superna in altitudinem ita exporrecta, ut anteriora a posterioribus, vel dextra sinistris non differant (5). Wichtiger aber ist seine Auffassung von der Gliederung des Stengels in Internodien, die durch zwei Knoten begrenzt sind: „Pars caulis, aut rami caulis inter duas distinctiones articulae, item Internodium dicitur“ (6). Die Knoten beschreibt JUNGIUS als Wölbungen des Stengels und als den Teil, wo ein

Blattstiel oder Zweig entspringt. „Distinctio caulis est pars caulis, unde vel ramus, vel folium, vel pediculus folii; vel flos, vel pediculus floris, fructusve, vel plura horum simul prodeunt. Distinctio haec, si protuberat, geniculum, aut nodus dicitur“ (7). Hiermit ist JUNGIUS der erste, der den Aufbau des Sprosses in unserem heutigen Sinne auffaßte. Den morphologischen Gegensatz zwischen Stengel und Blatt erkennt er darin, daß die Stengel fortwachsen (propagare), was dem Blatt nicht zukomme (quod folio propie dicto non competit) (8).

Drei Jahre vor dem Erscheinen der Isagoge phytoscopia (diese Schrift wurde nämlich erst 21 Jahre nach dem Tode von JUNGIUS gedruckt) veröffentlichte MARCELLO MALPIGHI (1628—1694), Professor zu Bologna, sein berühmtes Werk „Anatome plantarum“. Zusammen mit GREW, der kurz vorher eine Reihe von anatomischen Entdeckungen gemacht hatte, begründet MALPIGHI hiermit die Anatomie. Das Hauptverdienst MALPIGHIS um die Beschaffenheit des Sprosses liegt, wie überall bei ihm, auf anatomischem Gebiet. Nach guten Beschreibungen und Abbildungen von Längs- und Querschnitten durch den Pflanzenstengel sagt MALPIGHI über dessen äußeren Bau, daß fast alle Sproßachsen eins gemeinsam haben, nämlich die Knoten, die auch Glieder oder Gelenke genannt würden. Diese dienten zur größeren Festigkeit der Pflanze und seien Ausgangspunkte für die Zweige. Die innere Beschaffenheit der Knoten sei im allgemeinen unklar. „Unum habent plerique herbarum cauliculus commune cum quibusdam arboribus, et stipitibus, ad majus robur et oeconomiae commodum; nodus scilicet, qui articuli et interdum genicula appellantur. Ab hujus modi namque tumoribus geniculatim vel articulatim prodeunt rami. Horum structura mira est, et in arboribus, reliquisque durioris et auctioris compaginis, omnio obscura“ (9). Beim Mais (türkischen Weizen) erkannte MALPIGHI besser den Bau der Knoten, nachdem er das sie umgebende Rindengewebe durch Mazeration entfernt hatte. Er kommt hierbei zu dem Schluß, daß der Knoten eine Verzweigung und neue Einflechtung sei und daß sowohl neue Blätter als auch die Knoten von ihm ihren Ursprung nehmen. „In caule itaque grani turcici mazerati, nodorum compositio minus obscura prae caeteris extat. Est autem nodus ramificatio, novaque implicatio, ut et recentia folia erumpent, gemmaque promatur“ (10).

Bis auf GOETHE hat das 18. Jahrhundert zur Erweiterung der Erkenntnis vom Aufbau des Sprosses nichts beigetragen. Zum Beleg möge dienen, was ein angesehener Hochschullehrer der Bo-

tanik aus der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts, Chr. G. Ludwig (1709—1773), darüber zu sagen wußte. Er ist übrigens derselbe, bei dem Goethe am Anfang seiner Leipziger Studienzeit im Kreise von jungen Medizinern den Mittagstisch hatte („Hofrat Ludwig“ in Dichtung und Wahrheit, II, 6. und 7. Buch). Über die Sproßachse sagt Ludwig nichts von Bedeutung. Dagegen bemerkt er ebenfalls richtig, daß die Knospen in den Winkeln der Blätter gebildet werden und die Seitenzweige in diesen Knospen ihren Ursprung haben. Die Blätter und die Knospen sitzen an den Knoten des Stengels. „Gemmae in alis horum foliorum producantur. Si vero folium ad alam gemmam et inde ramum producit, tunc nodus compositus dici potest“ (11).

Auch bei Linné suchen wir vergeblich nach neuen Hinweisen auf unsere Frage.

Bei der Untersuchung der Sproßachse geht Caspar Friedrich Wolff (1734—1794), wie man bei ihm aus allem erkennt, nur vom physiologischen oder physikalischen Standpunkt aus. Über den Aufbau des Sprosses hat er sich nicht weiter geäußert. In der „Theoria generationis“, seiner berühmten Doktordissertation (1759), entdeckte er den Vegetationspunkt (punctum vegetationis). Bei dieser Gelegenheit stellte er fest, daß man an jeder Spitze einer einjährigen Pflanze und in jeder Knospe junge und kleine Blätter, die von älteren und größeren eingehüllt sind, findet (§ 43). Über die Beziehung dieser Blätter zum Stamm und dessen Bildung sagt er dann im nächsten Paragraphen: „Die einzelnen einhüllenden und eingehüllten Blätter setzen sich durch eine einheitliche und kontinuierliche Substanz nach rückwärts in sich selbst parallelen Linien und in den Stamm fort, wodurch dieser selbst gebildet wird“ (§ 44). Albert Wigand (12), ein späterer Historiker der Metamorphosenlehre, gibt Wolffs Ansicht über den Stamm folgendermaßen wieder: „Der Stamm ist als Fortsetzung der verbundenen Blattstiele anzusehen, wie auch die Anzahl der Gefäßbündel in demselben mit der Anzahl der an dem punctum vegetationis entsprungenen Blätter übereinstimmt“. Diese Meinung ist zutreffend, denn Wolff sagt an anderer Stelle (§ 73) mit aller Deutlichkeit: „Der Stamm ist die Fortsetzung aller vereinigten Blattstiele“. Oder (§ 76): „Im ausgewachsenen Stamm sind ebensoviele Gefäßbündel entstanden, als Blätter aus der Vegetationsfläche der Achse hervorbrachen, von denen jedem Blatt ein Einzelnes zugehört“. Wolff muß also als ein Vertreter der Phytontheorie angesprochen werden (12a).

Aus der 2. Hälfte des 18. Jahrhunderts wählen wir als Vertreter der Hochschulbotanik A. J. G. K. Batsch in Jena, zumal dieser jahrelang, sowohl vor der Veröffentlichung von Goethes Metamorphosenschrift wie nachher, im engsten persönlichen Verkehr mit Goethe stand. 1794 wurde alsdann durch Goethes Vermittlung Batsch zum Direktor des neugegründeten botanischen Gartens der Universität Jena eingesetzt (13).

In seinem „Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanzen" gibt Batsch (1761—1802) in einem umfangreichen Kapitel „Stamm" nur langatmige Beschreibungen ohne jedes vergleichende Moment. An einer Stelle behauptet er sogar, daß sich die Wurzel in den Stamm und der Stamm in die Wurzel verwandeln könnte (14).

Zwar hat sich Goethe über den Aufbau des Sprosses in seinem Metamorphosenversuch nirgendwo zusammenhängend geäußert. Dennoch hat er dem Sproßbau große Bedeutung zugemessen, wie aus mehreren Stellen zu ersehen ist. Das Hauptmerkmal der Sproßachse ist nach § 114 ihre Gliederung in Internodien, die durch die Knoten getrennt sind. „Eine Pflanze, welche sproßt, dehnt sich mehr oder weniger aus, sie entwickelt einen Stiel oder Stengel, die Zwischenräume von Knoten zu Knoten sind meist bemerkbar, und ihre Blätter breiten sich von dem Stengel nach allen Seiten aus" (15). Mit diesen einfachen Worten trifft Goethe folgende wichtige Feststellung:

1. der Stengel ist in Knoten und Internodien gegliedert;
2. die Internodien differieren in ihrer Länge;
3. die Knoten sind manchmal so nahe aneinander gerückt, daß man die Internodien nicht mehr sieht.

Wie kam nun Goethe zu der Behauptung, daß die „Zwischenräume von Knoten zu Knoten meist bemerkbar" sind? Es ist ja bekannt, daß er ohne Mikroskop gearbeitet hat. Die Beantwortung unserer Frage setzt die Kenntnis der Goetheschen Ansichten über die Knoten, die Blätter und Knospen des Stengels voraus. Diese drei Organe der Sproßachse gehören nach ihm eng zusammen. So wie an jedem Knoten sich ein Blatt bildet, sitzt in der „Achsel" jedes Blattes ein „Auge", d. h. eine Knospe. In § 15 heißt es: „Läßt sich nun aber ein Blatt nicht ohne Knoten und ein Knoten nicht ohne Auge denken, so dürfen wir folgern, daß derjenige Punkt, wo die Kotyledonen angeheftet sind, der wahre erste Knotenpunkt der Pflanze sei" (16). Und an anderer Stelle: „Die Pflanze sproßt, indem sie sich von Knoten zu Knoten, von Blatt zu Blatt fortsetzt" (§ 113).

„In der sukzessiven Entwicklung eines Knotens aus dem andern, in der Bildung eines Blattes an jedem Knoten und eines Auges in dessen Nähe beruht die erste, einfache, langsam fortschreitende Fortpflanzung der Vegetabilien“ (§ 86).

Die Erkenntnis der Zusammengehörigkeit von Blatt und Knoten also konnte GOETHE sagen lassen, daß „die Zwischenräume von Knoten zu Knoten meist bemerkbar“ sind. Wo die Internodien scheinbar also aufgehoben sind, schloß GOETHE dennoch auf ihr Vorhandensein auf Grund der Tatsache, daß mehrere um einen Punkt versammelte Stengelblätter ausgebildet sind. Da sich ebenso viele Knoten wie Blätter an diesem Punkt befinden müssen, so seien mithin die Internodien bis zur Unkenntlichkeit getauscht. Wir nennen diese Erscheinung heute totale Internodienstauchung und nennen die durch sie veranlaßte Zusammenscharung der Blätter eine Blattrosette. Rosettenbildung liegt auch dem Aufbau der Blüte zugrunde, worauf wir an anderer Stelle zurückkommen werden. Über die Knospen bemerkte GOETHE treffend: „Das Auge besteht aus mehr oder weniger entwickelten Knoten und Blättern“ (§ 90). Mit diesen wenigen Worten sagt er klar, daß eine Knospe als ein Sproß mit gestauchten Internodien anzusehen ist. Die Knospenblätter bilden mithin eine Blattrosette.

Vergleichen wir nun diese GOETHEschen Ansichten über den Aufbau des Sprosses mit den heutigen, wozu wir W. TROLLS Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen anführen dürfen, so können wir keinen wesentlichen Unterschied finden (17). Auch für uns ist also die Gliederung in Knoten und Internodien das Hauptmerkmal der Sproßachse. Daneben bildet die Vorstellung der Zusammengehörigkeit von Knoten und Blatt die Voraussetzung für das Verständnis unserer Begriffe Blattrosette, Internodienstauchung, Sproßcharakter der Blüte usw. (18).

Als Vorläufer GOETHES bei einer richtigen Auffassung vom Sproßaufbau müssen wir mithin hauptsächlich JUNGIUS nennen. Aber seine Einsicht in die Gliederung der Sproßachse führte, wie bei allen Botanikern vor GOETHE, zu keinen fruchtbaren Weiterungen, da sie nicht vergleichend ausgewertet wurde.

Über die Wurzel hat GOETHE sich in seinem Metamorphosenversuch nicht weiter geäußert Als man ihm später vorwarf, die Wurzel darin übergangen zu haben, hielt er es für eine „unbillige Forderung“ zu verlangen, „er solle vor 40 Jahren getan haben, was heute noch nicht getan ist“. Da die Wurzel in ihrer Gestalt niemals eine „Steigerung“ erfährt. interessierte sie ihn auch weiter nicht. „Die Wurzel ging mich eigentlich gar nichts an, denn was habe ich mit einer Gestaltung zu tun, die sich in Fäden, Strängen, Bollen und Knollen und,

bei solcher Beschränkung, sich nur in unerfreulichem Wechsel allenfalls darzustellen vermag, wo unendliche Varietäten zur Erscheinung kommen, niemals aber eine Steigerung, und diese ist es allein, die mich auf meinem Gange, nach meinem Beruf an sich ziehen, festhalten und mit sich fortreißen konnte" (19).

Aber genau wie GOETHE haben auch seine Vorgänger nichts Wesentliches über die Wurzel gesagt. Die meisten Autoren geben nur oberflächliche Beschreibungen und falsche Vergleiche. Eine Ausnahme bildet THEOPHRAST (4.—3. Jahrhundert v. Chr.), den wir als den größten Botaniker des Altertums ansehen können. Bei ihm finden wir außer guten Beschreibungen der verschiedensten Wurzelarten richtige Einsichten in die morphologische Eigenart der Wurzel. Mit Recht sagt daher STRÖMBERG in seiner ausgezeichneten THEOPHRAST-Studie: „THEOPHRASTs Schriften gehören noch heute zu dem Besten und Ausführlichsten, was über die Wurzelmorphologie mediterraner Bäume geschrieben worden ist" (20). Nicht weniger als 14 Wurzelarten hat THEOPHRAST ausführlich beschrieben und dafür neue Begriffe geschaffen. Er erkannte schon Wurzelstock, Zwiebel und Knolle als (wurzelähnliche) Stammorgane und unterschied sie als solche von der Wurzel.

2. *Kotyledonen oder Keimblätter*

Die Kotyledonen sind die am Pflanzensproß schon auf dem Embryonalstadium erscheinenden Blattorgane. Bei der Keimung des Samenkorns erscheinen sie als die ersten Blätter, die an der jungen Pflanze entfaltet werden. Das Wort Cotyledo leitet sich vom griechischen kotyledón ab und bedeutet ursprünglich soviel wie Höhlung oder Hohlblatt (cotyla).

Soweit ich sehen kann, ist NATHANAEL HIGHMORE, Professor der Anatomie am Trinity College in London, der erste, der die Blattnatur der Kotyledonen erkannte (1651) (21). Zwar hatte vor ihm schon CAESALPIN in seinem Buch „De plantis" (Florenz 1583) von den Kotyledonen als Blättern gesprochen, aber HIGHMORE spricht diese Tatsache klarer aus und beweist sie vor allem durch sehr gute Abbildungen, die man in den Büchern CAESALPINS vergeblich sucht. Außer von ausgebildeten Keimblättern, die für ihn wirkliche Blätter sind (the very same leaves and no other), gibt HIGHMORE Abbildungen von keimenden Samen und von noch im Samen eingeschlossenen Kotyledonen (both leaves, as they lie in the husk of the seed) (22).

Ohne die Kotyledonen selbst irgendwie zu beachten, gebraucht zwar auch schon ALBERTUS MAGNUS in seinem Buch „De vegetabilibus" (im Druck erschienen erst 1517) sehr häufig den Ausdruck cotyledo. Er meint aber hiermit keineswegs das Keimblatt. Cotyledo ist merkwürdigerweise für ihn ein Sammelbegriff sowohl für Blattstiel, Blütenstiel wie auch für Staubfaden.

Es hatte auch Malpighi — 24 Jahre später als Highmore — die Blattnatur der Kotyledonen bereits erkannt. So sagt er in der „Idea“ (Übersicht der Pflanzenanatomie) zu seiner Schrift Anatome plantarum 1675 von den Samen, daß sie schon alle Teile einer wirklichen Pflanze besitzen, nämlich Blätter — meistens zwei — einen Stamm oder Stengel und eine Knospe. „Schon das Fleisch des Samens läßt die Blattnatur der Kotyledonen erkennen, die beim Keimen ergrünen.“ Malpighi zählt eine Reihe von Pflanzen auf, „bei denen die Blätter der Keimpflanze bald deutlich ausgebreitet, bald zusammengefaltet und zusammengedreht sind“. „In his etenim caro seminis foliorum naturam vere sapit ... Plantulae haec folia caudici appenduntur a quo gemma seu surculus assurgit. ... in quibus interdum evidentur explicita sunt seminalis plantulae folia, interdum convuluta et contorta“ (23). Im 2. Teil der Anatome plantarum (London 1679) gibt Malpighi unter dem Titel „De seminum vegetatione“ auf den ersten 21 Seiten einen Bericht von den Versuchen, die er mit Keimblättern gemacht hat. So hat er von Pflanzen ein oder beide Keimblätter entfernt und festgestellt, daß die Pflanzen dann nur noch schwach vegetierten oder sogar ganz eingingen. Auch bei diesen Versuchen findet man des öfteren Hinweise auf die Blattnatur der Kotyledonen. Am Schluß seines Buches gibt er unter anderem Abbildungen von Samen und Keimblättern, wie wir sie besser zu seiner Zeit und lange nach ihm nirgendwo finden.

Nach Highmore und Malpighi finden wir in den nächsten 100 Jahren keine Weiterentwicklung dieser Gedankengänge, eher einen Rückgang. Es scheint die richtige Auffassung von der Blattnatur der Kotyledonen verloren gegangen zu sein. Man setzt die Kotyledonen zwar in Verbindung mit Blättern, ohne aber näher auf ihre morphologische Natur einzugehen. So spricht im 18. Jahrhundert der schon einmal genannte Ludwig nur von schwammigen Gebilden: „Lobi seminales sunt corpora spongiosa, quae maximam partem seminis efficiunt et plantulam seminalem in sinum suum recipiunt“ (24). Allerdings heißt es dann an einer anderen Stelle seines Buches ganz kurz, daß diese Gebilde auch Samenblätter heißen (25).

Auch Linné hatte von den Kotyledonen eine noch recht unbestimmte Vorstellung. In seiner Philosophie der Botanik begnügte er sich mit der kurzen Definition: „Kotyledon ist ein seitlicher Körper des Samens“ (26). Er nimmt an, daß die Kotyledonen aus dem Samen entstehen und zur Ernährung der Plumula dienen, bis die

Wurzeln getrieben sind. Er hält sie im übrigen für Milchsaft führend. An anderer Stelle bezeichnet LINNÉ in dem Abschnitt über die Begriffsbildung des Blattes (Folia-Determinatio) die Kotyledonen als Samenblätter und nennt sie die ersten Blätter an der Pflanze (27). LINNÉ gibt hier eine Art entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung. Der Cotyledon verwandele sich später in das erste Blatt der Pflanze.

C. F. WOLFF hat sich in morphologischer Hinsicht über die Kotyledonen nirgends geäußert. In der ersten Ausgabe seiner Theoria generationis (Halle 1759) spricht er nur immer von Samenlappen; in der deutschen Ausgabe (Berlin 1764) allerdings ist bei der Beschreibung der Laubblätter auch von den Samenblättern die Rede (28), es wird aber nicht betont, daß es sich bei den Kotyledonen um wirkliche Blätter handelt. WOLFF hat, genau wie LINNÉ, zur Morphologie der Keimblätter nichts beigetragen.

Zwar behandelt BATSCH die Kotyledonen, für die er stets den Ausdruck Kernstücke gebraucht, ausführlicher als seine Vorgänger; aber wie überall, so gibt er auch bei diesen Organen nur einfache Beschreibungen ohne morphologische Gesichtspunkte. Genau wie LUDWIG definiert er das Keimblatt einfach als schwammige Masse (29). Neben Beschreibungen solcher Art finden wir bei BATSCH an einer Stelle aber den Hinweis, daß es sich bei den Kotyledonen um Blätter (Folia seminalia) handele, und obgleich sie anders als die folgenden Blätter gestaltet sind, man sie doch als die ersten Blätter des Stengels ansehen müsse (30), was ja LINNÉ auch schon angenommen hatte.

GOETHE hat in seinem „Versuch“ gerade den Keimblättern besondere Beachtung geschenkt. Wie überall ist auch hier sein Augenmerk auf die Erkennung der morphologischen Natur dieser Organe gerichtet. Anfangs bemerkt er, daß man die Kotyledonen auch Samenklappen, Kernstücke, Samenlappen und Samenblätter genannt und „so die verschiedenen Gestalten, in denen wir sie gewahr werden, zu bezeichnen gesucht“ hat. GOETHE gibt zu, daß man die Kotyledonen leicht für besondere Organe halten könne, da sie „fast nicht Ähnliches von einem Blatte haben“. Er beschreibt sie denn auch als „oft unförmlich, mit einer rohen Materie gleichsam ausgestopft, und ebensosehr in die Dicke als in die Breite ausgedehnt; ihre Gefäße sind unkenntlich und von der Masse des Ganzen kaum zu unterscheiden ...“ (§ 12). Wäre es bei solcher Betrachtung geblieben, hätte GOETHE allerdings niemals die Kotyledonen als die

ersten wirklichen Blätter des Stengels erkannt. Aber das hervortretende Merkmal GOETHEscher Forschungsweise ist die vergleichende Betrachtung. So konnte ihm nicht entgehen, daß die Kotyledonen bei den verschiedenen Pflanzen in einem verschiedenen Zustand der Entwicklung sich befinden. GOETHE beobachtet, daß, wenn sie bei einigen Pflanzen „nichts Ähnliches von einem Blatte" aufzeigen, bei anderen Pflanzen wiederum sich „der Blattgestalt nähern". „Sie werden flächer, sie nehmen, dem Lichte und der Luft ausgesetzt, die grüne Farbe in einem höheren Grade an, die in ihnen enthaltenen Gefäße werden kenntlicher, den Blattrippen ähnlicher" (§ 13). Ja, an einigen Pflanzen bemerkt GOETHE Kotyledonen, die er mit Recht als „wirkliche Blätter" ansehen muß. Er sieht keinen Unterschied mehr in der Ausbildung ihrer „Gefäße" (Nerven) mit denen der Laubblätter und auch die äußere „Ähnlichkeit mit den folgenden Blättern erlaubt uns nicht sie für besondere Organe zu halten, wir erkennen sie vielmehr für die ersten Blätter des Stengels" (§ 14). Die Stelle, wo die Kotyledonen angeheftet sind, bezeichnet GOETHE — wie wir es heute tun — als den ersten Knotenpunkt der Pflanze. Manche Pflanzen, wie z. B. *Vicia faba*, treiben aus den Achseln der Kotyledonen junge „Augen" hervor. Aus diesen ersten Knoten entwickeln sich vollkommene Zweige. Diese Beobachtungen über die „Augen unter den Flügeln der Kotyledonen", die auch Zweige treiben können — unsere Cotyledonarknospen — verwertet GOETHE ebenfalls als weiteres Beweisstück für die Blattnatur der Cotyledonen. Auch über die Stellung der Keimblätter zueinander und ihr Verhältnis zu den Laubblättern macht er treffende Bemerkungen. Die Keimblätter sind meist gepaart, auch dann, wenn die folgenden Blätter des Stengels wechselweise stehen. Bei den *Pinus*-Arten, heißt es in § 16, sind die Kotyledonen als viele Blättchen um die Achse versammelt und bilden gleichsam einen „Kelch". Aus ihrer Mitte bringt der aus der Stammknospe sich entwickelnde Stengel die folgenden Blätter einzeln um sich herum hervor. Haben die Kotyledonen auch oft die größte Ähnlichkeit mit den Laubblättern, sagt GOETHE abschließend, so sind sie doch immer unausgebildeter als jene. Einschnitte an der Peripherie, Behaarung und andere Kennzeichen höher ausgebildeter Blätter konnte er an ihnen nicht feststellen. Wir sagen heute, es handle sich um Hemmungsbildungen von Laubblättern.

Vergleichen wir diese GOETHEschen Ansichten mit denen seiner Vorgänger, so ist es vor allem die Betonung der serialen Homologie der Kotyledonen und Laubblätter und damit die strickte Feststellung

der Blattnatur der Kotyledonen bei GOETHE, was wir als unbedingten Fortschritt ansehen müssen.

Diese Erkenntnisse wurden schon von GOETHES Zeitgenossen zumeist stillschweigend anerkannt und in die Wissenschaft aufgenommen. Ich nenne den bekannten HEINRICH FRIEDRICH LINK (1767—1851), Professor der Botanik in Berlin und Direktor des dortigen botanischen Gartens. In seinen damals verbreiteten „Grundlehren" betont er 1807, es seien „die Kotyledonen so völlig Blätter, daß sie im Keime schon die Spaltöffnungen zeigen" (31).

Doch deutet WILHELM CRUSE, der sich 1828 in Königsberg mit einer Abhandlung über die Keimung der Spargelpflanze habilitierte, in dieser ausdrücklich auf GOETHE, der als erster die Kotyledonen als Blätter erkannt habe (32). Die gleiche Auffassung bemerken wir in GOTTLIEB WILHELM BISCHOFFS (des Botanikers in Heidelberg) „Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde" von 1833 (33).

3. *Laubblätter*

Schon bei THEOPHRAST findet man, wie schon bemerkt, Ansätze zu einer vergleichenden Morphologie. So beobachtete er, daß die Laubblätter oft an derselben Pflanze verschiedene Gestalt haben können. „Diese Umbildung der Blätter ist auch den übrigen gemeinschaftlich", heißt es bei ihm, „indem nämlich beim Kroton einige anfangs rund gebildet, in der Folge eckig, gleichsam gegliedert werden, dies aber deshalb, weil das Einfache leichter ist als das Vielförmige, der Anfang aber zu schwach für das Schwere ist" (34). Daß THEOPHRAST hierbei schon an unsere Nieder- und Hochblätter gedacht hat, ist nicht anzunehmen. Vermutlich bezieht sich die Stelle auf die Verschiedenartigkeit der Laubblätter an ein und derselben Pflanze, auf die erst JUNGIUS eindringlich wieder hinwies. Denn mehr als alle Nachfolger THEOPHRASTS in rund 2000 Jahren hat JUNGIUS im 17. Jahrhundert zur Kenntnis der Laubblätter beigetragen (35). Pflanzen, deren Laubblätter in verschiedener Höhe des Stengels verschieden gestaltet sind, nennt er „difformiter foliata", was wir mit folgendem Satz belegen: „Planta difformiter foliata est, cuius folia in imo caule, aut circa radicem sita ab iis quae reliquo cauli adhaerent, notabiliter discrepant, ita, ut non paulatim mutetur figura" (36).

Es hatte auch MALPIGHI schon die Verschiedenartigkeit der Laubblätter an derselben Pflanze beobachtet, doch bezieht sich seine Beobachtung nicht auf Laubblätter in verschiedener Höhe des

Stengels, wie es bei Jungius der Fall ist. Nachdem er die Blätter vieler Pflanzen auf ihre unterschiedliche Gestalt hin beschrieben hat, so die schuppenförmigen der Zypresse, die Nadelpaare von *Pinus Pinea,* die Blätter von *Equisetum, Chamomilla, Foeniculum* (37), nennt er in *Laurus, Rosa canina, Castanea vesca* usw. Beispiele von Pflanzen, die bisweilen 23 Blätter abwechselnd an einem Zweig haben, von denen die der Mitte des Zweiges angehörenden größer und breiter sind als die übrigen: „In his quandoque folia numero viginti tria pendent alterna eruptione, et quae mediam surculi regionem occupant, auctiora et laxiora sunt, reliqua minora" (38). Aber um Erkenntnisse, die durch den typologischen Vergleich der verschiedenartig gestalteten Blätter in den verschiedenen Höhen ein und desselben Sprosses gewonnen sind, und wie sie Jungius als erster an den Tag brachte, handelt es sich bei Malpighi keineswegs.

Eine unserer heutigen Benennung in Nieder-, Laub- und Hochblätter einigermaßen sich nähernde Einteilung finden wir bei Ludwig, dessen folia radicalia etwa unseren Niederblättern und grundständigen Laubblättern entsprechen, während wir seine folia caulina et ramea auf die stengelständigen Laubblätter und folia floralia auf die Hochblätter ganz allgemein beziehen können: „Folia porro in planta evoluta radici, caudici, et eius partibus sive ramis adhaerent, et ideo radicalia, caulina et ramea appellantur. Tandem folia emergenti pressius apposita floralia nuncupantur" (39). Im übrigen teilt Ludwig die Blätter in folia primaria (Primärblätter) und folia accessoria (Folgeblätter) ein. „. . . Ex foliis, vero alia sunt primaria hoc tantum insignita, alia accessoria, quae vel petiolos succingunt vel colore veride non conspicua sunt, et ideo bracteae vel stipulae dicuntur, exempla in fabe et tilia occurunt" (40).

Eine an die Ludwigs sich anschließende, aber noch etwas erweiterte Einteilung gibt Linné (41). Irgendein Einblick in die morphologischen Zusammenhänge zwischen den einzelnen Blattformen ist auch bei ihm nicht erreicht.

Wolff sah die Verschiedenartigkeit der Blätter durchaus. Nach ihm werden „die gewöhnlichen Blätter der Pflanzen nach und nach immer unvollkommener" (42). Als Grund hierfür gibt er die allmählich unterdrückte Vegetation (vegetatio languescens et evanescens) an, wodurch die Blätter des Stengels von unten nach oben immer kleiner und einfacher werden sollen, so daß sie zum Schluß weder Rippen noch Blattstiele haben. Die Verschiedenheit der Blattgestalten an sich beschäftigt Wolff weniger als die Frage,

wie sie zustande kommen. Und da sie sämtlich aus kleinen höckerartigen Anlagen am Vegetationspunkt hervorgehen, mag es sich um Laubblätter, Hochblätter oder sonstwie geartete Blattorgane handeln, so folgert er „alle Teile der Pflanze, außer dem Stengel" seien „nur modifizierte Blätter" (43).

Hiermit erwarb sich WOLFF eine Art Vorläuferschaft zu GOETHES entsprechendem Hauptsatz seiner Morphologie, weshalb ihn GOETHE mit Recht als „trefflichen Vorarbeiter" (44) bezeichnen konnte. Wie schon erwähnt, hat WOLFF bei seinen Untersuchungen nicht das morphologische Problem in typologischem Sinne, sondern das Problem in vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher und ernährungsphysiologischer Hinsicht im Auge, — also von einem Standpunkt aus, der etwa dem in unserer Zeit von GOEBEL eingenommenen organographischen entspricht.

Auch bei BATSCH, der durch seinen fast täglichen Umgang mit GOETHE in vergleichend morphologischer Hinsicht durch ihn hätte leicht beeinflußt werden können, findet man außer zahllosen Aufzählungen von Merkmalen der „Stengel- und Astblätter" (45) keinen vergleichenden Gesichtspunkt. Nebenblätter bezeichnet er als „blattähnliche Ausbreitungen", die am Grunde der Blätter zum Vorschein kommen (46). Die geringe Einwirkung von GOETHES Metamorphosenlehre auf BATSCH findet GOETHE beklagenswert. Noch 1793 nach Empfang des 2. Teils seiner „Botanischen Unterhaltungen für Naturfreunde" (Jena) schreibt GOETHE ihm: „Schon bei dem ersten Teile und auch bei dem jetzigen hätte ich gewünscht, an einigen Pflanzen den ganzen Gang der Metamorphose entwickelt und mit der Ihnen eigenen Deutlichkeit und Gefälligkeit vorgetragen zu sehen" (47).

In dem Kapitel „Ausbildung der Stengelblätter von Knoten zu Knoten" (§ 19—28) behandelt GOETHE ausführlich die Verschiedenartigkeit der Laubblätter. Aber schon früher hatte er sehr verschiedene Blattgestalten an demselben Stengel gesehen, was ihn, vor allem bei der Anwendung der LINNÉschen Determinationen zu der treffenden Äußerung veranlaßte: „Wenn ich an demselben Pflanzenstengel erst rundliche, dann eingekerbte, zuletzt beinahe gefiederte Blätter entdeckte, die sich alsdann wieder zusammenzogen, vereinfachten, zu Schüppchen wurden und zuletzt gar verschwanden, verlor ich den Mut, irgendwo einen Pfahl einzuschlagen, oder wohl gar eine Grenzlinie zu ziehen" (48). Und an anderer Stelle heißt es: „An frischem Fenchel bemerkte ich den Unterschied der unteren

und oberen Blätter, und es ist doch nur immer dasselbe Organ, das sich aus der Einfachheit zur Mannigfaltigkeit entwickelt" (49).

Wir haben bereits gesehen, daß GOETHE die Kotyledonen als die ersten Blätter des Stengels auffaßte. Die nun folgenden Laubblätter sind jedoch viel ausgebildeter als die Kotyledonen, was sich vor allem an deren „Peripherie und den Einschnitten" zeigt. Auch sind schon die ersten Laubblätter flach, zart und vollkommen grün gefärbt. Doch stehen sie „den nun folgenden Blättern des Stengels noch ungewöhnlich darin nach, daß ihr Rand nicht vollkommen ausgebildet ist". Die weitere Ausbildung des Laubblattes breitet sich „unaufhaltsam von Knoten zu Knoten" aus. Es entstehen auf diese Weise an demselben Stengel oft sehr verschiedenartige Blattgestalten. Den Grund für diese Verschiedenartigkeit sieht GOETHE in dem verschiedenen Verhältnis der Blattrippen zueinander. Eine höhere Gliederung der Blattfläche kommt dadurch zustande, daß sich „die mittleren Rippen des Blattes verlängern und die von ihr entspringenden Nebenrippen sich mehr oder weniger nach den Seiten ausstrecken". „Die Blätter erscheinen nunmehr eingekerbt, tief eingeschnitten, aus mehreren Blättchen zusammengesetzt, in welchem letzten Falle sie uns vollkommene kleine Zweige vorbilden" (§ 20). Als Beispiel für „eine solche Vermannigfaltigung der einfachsten Blattgestalt" führt GOETHE die Dattelpalme in § 20 an, bei der das einfache fächerartige Blatt sich in ein „höchst zusammengesetztes, mit einem Zweige wetteiferndes Blatt" entwickelt (50). GOETHE machte diese Beobachtung zuerst an einer anderen Palme, *Chamaerops humilis*, während seiner italienischen Reise (1786) im botanischen Garten von Padua. Er schrieb später darüber: „Glücklicherweise standen die einfachen, lanzenförmigen ersten Blätter noch am Boden, die sukzessive Trennung derselben nahm zu, bis endlich das Fächerartige in vollkommener Ausbildung zu sehen war. ... Auf mein Ersuchen schnitt mir der Gärtner die Stufenfolge dieser Veränderungen sämtlich ab" (51).

Die oberen Blätter des Stengels haben nach GOETHE die größte Ausbreitung und Ausbildung. Krasse Unterschiede in der Gestalt der Blätter am gleichen Stengel stellte er auch an Wasserpflanzen fest. Als Beispiel hierfür nennt er „*Ranunculus aquaticus*", dessen „unter dem Wasser erzeugte Blätter aus fadenförmigen Rippen bestehen, die oberhalb des Wassers entwickelten aber völlig anastomisiert und zu einer zusammenhängenden Fläche ausgebildet sind. Ja es läßt sich an halb anastomisierten, halb fadenförmigen Blättern dieser Pflanze der Übergang genau bemerken" (§ 24). Bei

Ruscus, dessen Phyllokladien er für blütenbildende Blätter hält, ist ihm allerdings ein beim damaligen Stand der Kenntnisse verzeihlicher Irrtum unterlaufen (52).

Auch die heute als Hochblätter bezeichneten Organe hat GOETHE eindeutig mit Blättern identifiziert und auf die Übergänge von den normalen Laubblättern zu den Hochblättern hingewiesen. Geht der Übergang zum Blütenstand langsam vor sich, „so bemerken wir gewöhnlich, daß die Stengelblätter von ihrer Peripherie herein sich wieder anfangen zusammenzuziehen, besonders ihre mannigfaltigen Einteilungen zu verlieren, sich dagegen an ihren unteren Teilen, wo sie mit dem Stengel zusammenhängen, mehr oder weniger ausdehnen“ (§ 29).

Bei der Bildung des Hochblattes verliert also das Laubblatt allmählich seine Gliederung und „zieht sich zusamemn“ (53). Mit breiter Basis sitzen die Hochblätter am Stengel und haben sich oft vollkommen „von der Blattgestalt entfernt“. Diese Hochblätter oder „zusammengezogenen Stammblätter“ bilden nach GOETHE den Übergang von den Laubblättern zum Kelch (vgl. Kapitel Kelch). Im übrigen ist die Homologie von Laub- und Hochblättern selbst später vielfach nicht mit solcher Bestimmtheit wie bei GOETHE ausgesprochen worden. Man vergleiche z. B. BISCHOFF, der die Hochblätter zwar definiert „als blattartige Organe“, die in der Nähe der Blüte stehen, sonst aber den Laubblättern gegenüber mehr das Trennende als das Verbindende hervorhebt (54). Ein Rückfall in dieselbe Haltung ist es, wenn neuerdings FOSTER versucht, die Homologie von Nieder- und Laubblättern in Abrede zu stellen (54 a).

4. *Allgemeiner Bau der Blüte*

Die Antike hatte den Blütenbau noch nicht durchschaut. Anfänge einer Blütenmorphologie finden wir nicht früher als im 13. Jahrhundert, nämlich bei ALBERTUS MAGNUS. Er hat zwar andere Bezeichnungen für die Blütenorgane als wir sie heute gebrauchen, wenn man sich aber mit seinen Namen vertraut gemacht hat, erkennt man unschwer, daß seine Anschauungen von der Blüte im allgemeinen zutreffen.

Für Kelch gebraucht er die Ausdrücke Theca, siliqua und folliculus, für Blumenkrone flos, für Staubgefäße emissiones linearum und für Griffel virgula. Das Filament bezeichnet er mit cotyledo, ebenso allerdings, wie schon früher bemerkt, den Blattstiel, Blumenstiel usw.; Staubblätter und Griffel faßt er unter dem Ausdruck spicae floris zusammen.

Findet man auch viele Stellen, wo Albertus nur die Blumenkrone als flos bezeichnet und den Kelch als nicht zur Blüte gehörig ansieht, so sagt er doch an anderen Stellen wieder, die Blüte sei eine Einheit, die aus fünf Kreisen bestehe: „Borago ... habet ... florem iacinctinum, ut stellam dispositum in quo est composita quinque quinariorum. Quorum primus est exterior, qui fuit theca floris, et est viridis, secundus autem est iacinctinus, qui est folia floris, et postea sunt quinque parvulae eminentiae in flore ipso, et sunt quasi primae extremitates foliorum iacinctinae superius, et inferius albae; post illa ad intrinsecus floris sunt quinque virgulae iacinctinae longae et rectae; et in medio illatum est una virgula longior eis, et illae sunt spicae floris“ (55). Albertus hat also bei einzelnen Phanerogamenblüten kreisförmige Anordnung ihrer Organe erkannt und beschrieben, sie aber nicht zum durchgehenden Prinzip der Betrachtung gemacht. Immerhin steht er am Anfang der morphologischen Deutung der Blüte, da er ja auf Grund eigener Beobachtung an einem bestimmten Beispiel (Blüte des Boretsch) als erster den Bau einer Phanerogamenblüte im wesentlichen richtig wiedergibt. Doch hatte diese bedeutsame Entdeckung bis auf Caesalpin keine geschichtliche Wirkung ausgeübt.

Die Verfasser der Kräuterbücher vernachlässigen bei ihren Pflanzenbeschreibungen die Blüten vollkommen. Während Fuchs die Blüte als solche überhaupt nicht weiter erwähnt, sagt Dodoneus nur, daß sie „die Hoffnung der zukünftigen Frucht“ sei. „Flos arborum et herbarum gaudium dicitur, futurique fructus spes est“ (56).

Erst mehrere hundert Jahre nach Albertus Magnus befaßt sich der Italiener Andreas Caesalpinus (1519—1603) wieder eingehender mit der Blüte. Die großen Verdienste Caesalpins, der als Professor in Padua wirkte, liegen auf dem Gebiet der Systematik. Seit Theophrast ist er der erste Botaniker, der planmäßig eine systematische Anordnung der Pflanzen versuchte. Als Unterscheidungsmerkmale dienten ihm sowohl die Verschiedenheiten der Frucht, wie auch die Verhältnisse der Blumen- und Kelchblätter in bezug auf das Pistill. Wie alle Botaniker vor ihm, kennt er noch nicht die Sexualität der Pflanzen. Ihm zufolge besteht eine Blüte aus der Blumenkrone, den Stamina und den Carpellen. „Constant autem flores plerique ex folio, et floccis, et staminibus“ (57). „Flocci“ sind unsere Staubblätter und unter Stamen versteht er unsere Griffel. Alle Blütenorgane sind bei ihm nur schützende Hüllen des Samens. Bemerkenswert ist, daß Caesalpin die Krone, zu der er auch den Kelch rechnet, schon als aus Blättern bestehend ansieht.

Auch bei Jungius umfaßt eine vollständige Blüte die Krone (folium), die Staubgefäße (stamina) und die Griffel (stilus). „Flos perfectus est, qui folio, staminibus et stilo constat, quamvis stilus rudimento fructus cohaeret“ (58). Jungius kennt ebenfalls noch nicht die Sexualität der Pflanzen. Die Fruchtanlage gehört bei ihm nicht zur Blüte, sie ist ein besonderes Organ der Pflanze und hängt lediglich mit der Blüte zusammen. „Fructus dicitur pars plantae annua, flori cohaerens et succedens“ (59). Geht Jungius auch von falschen Voraussetzungen aus, so zeigt er mit dieser Gegenüberstellung doch, daß ihm einfache Organbeschreibungen nicht genügten. Die Blüte selbst bezeichnet er als einen „durch Farbe oder Form oder beides ausgezeichneten schwächeren Teil der Pflanze, der mit der Fruchtanlage zusammenhängt“. „Flos est pars plantae tenerior, colore, vel figura, vel utroque insignie, rudimento fructus cohaerens“ (60). Bis zu dieser Zeit, also dem Ende des 17. Jahrhunderts, war man in der Kenntnis des Blütenbaues überhaupt noch nicht über eine bloße Beschreibung der Blütenorgane hinausgekommen. Insbesondere war die Sproßnatur der Blüte verborgen geblieben.

Erst bei Malpighi finden wir einen gewissen Hinweis auf den Sproßcharakter der Blüte. Die Stelle ist etwas unklar, doch glauben wir daraus entnehmen zu können, daß Malpighi schon auf die richtige Vorstellung von der morphologischen Natur der Blüte geleitet war. Unter dem Titel „De Floribus“ schreibt er in seiner „Anatome Plantarum“: „Also um des Fruchtknotens willen sind bei den Pflanzen die übrigen Teile der Blüte, nämlich die Blätter (Krone), Staubgefäße und der Kelch um diesen herumgestellt, bei den fruchtbaren Blüten, bei den unfruchtbaren aber entstehen sie an demselben Spross und sind also nicht weit vom Fruchtknoten entfernt“ (61). „Vegetantium igitur uteri gratis, reliqui floris partes, folia scilicet, stamina et calyx circumlocantur in foecundis floribus, in amentaceis autem ab eodem erumpentis surculo non longe ab utero distant“ (62).

Die Botaniker des 18. Jahrhunderts haben diesen durchaus morphologischen Hinweis Malpighis nicht beachtet. Aber das braucht nicht wunder zu nehmen, haben sie doch ihre Aufgabe im Bestimmen und Benennen der Pflanzen und in der Beschreibung ihrer einzelnen Teile gesehen.

So beschreibt, ähnlich wie seine Vorgänger und die meisten seiner Zeitgenossen, Ludwig die Blüte, ohne irgendwelche neuen Gesichtspunkte zu geben (63).

Einen Fortschritt brachte erst LINNÉ, wenigstens insofern, als er eine einheitliche Nomenklatur schuf. Wohl benutzte er die Bezeichnungen von früher, aber er gab ihnen eine neue Bestimmung, und zwar diejenige, deren wir uns heute noch bedienen: Calix. Corolla, Stamen und Pistillum (64). LINNÉ war stets bemüht, die Blüte als das „Wesentliche" der Pflanze hinzustellen, war sie doch für ihn die Grundlage seines Systems. Das Unterscheidungsmerkmal seiner „Klassen und Ordnungen" war die Anzahl und Beschaffenheit der Stamina und Pistille. Dennoch suchen wir vergeblich nach morphologischen Einsichten. Auch WOLFF und BATSCH kommen über die Erkenntnisse ihrer Vorgänger zu keinen neuen Resultaten.

Von überragender morphologischer Bedeutung hinsichtlich des Baues der Blüte und ihrer Stellung an der Pflanze sind dagegen die Untersuchungen GOETHES. Die Voraussetzung für seine Deutung war die Erkenntnis der Blattnatur aller Blütenorgane. Wir betonten bereits bei Besprechung des Sproßaufbaues, daß zu jedem Blatt ein Knoten gehört. Nach GOETHE „versammelt" der Stengel zur Bildung des Kelches „mehrere Blätter um eine Achse". Eine „ähnliche Wirkung der Natur" bemerkte ja GOETHE schon bei den Kotyledonen, wo „mehrere Blätter, ja offenbar mehrere Knoten um einen Punkt versammlet und nebeneinandergerückt" sind (§ 33). Genau wie die Kotyledonen und der Kelch werden nach GOETHE auch die übrigen Blütenblattkreise gebildet, d. h. durch totale Internodienstauchung fallen mehrere Knoten in einem Punkt zusammen, von dem die Blätter der einzelnen Blütenblattformationen ihren Ursprung nehmen. Mithin handelt es sich bei der Blüte um einen Sproß, und zwar einen Rosettensproß. Diese Auffassung von der Morphologie der Blüte, die bis heute die herrschende geblieben ist (65), findet ihre beste Stütze in dem GOETHEschen Nachweis der Homologie der Stengel- und Blütenblätter. Zum Schluß seines Versuches faßt GOETHE noch einmal seine Ansicht von dem Sproßcharakter der Blüte folgendermaßen zusammen: „Ebenso läßt sich von dem Stengel sagen: er sei ein ausgedehnter Blüten- und Fruchtstand wie wir von diesem prädiziert haben: er sei ein zusammengezogener Stengel" (§ 121).

Wir können daher abschließend feststellen: GOETHES Vorgänger kamen über die Erkenntnis der Einheit der Blüte und eine bloße Beschreibung ihrer Organe nicht wesentlich hinaus. Die Erkenntnis des Sproßcharakters der Blüte ist GOETHES ausschließliches Ver-

dienst. Er muß somit als der Begründer der Blütenmorphologie in modernem Sinne angesehen werden (66).

Schon 1810 schrieb deshalb Alexander v. Humboldt über Goethes Metamorphose der Pflanzen „als eines [wie man sich damals allgemein ausdrückte:] physiologischen Princips, dessen alles umgreifende Macht die Welt erst dann recht fühlen wird, wenn Sie längst nicht mehr sein werden“ (66a). Auf botanischem Gebiet könnte man zur Bestätigung solcher Voraussage eine ganze Reihe Gewährsleute nennen. Ich verweise auf die verschiedenen Angaben in der Bibliographie von G. Schmid (66b). Fr. Jos. Schelver, seinerzeit Professor der Botanik in Heidelberg, bekennt 1812: „Dieses Gesetz der Vegetation hat von Göthe entdeckt, ... womit in der Geschichte der Botanik eine neue Periode ihres Studiums anfängt“ (66c). J. F. Schouw, Kopenhagener Botaniker vom Fach, beruft sich denn auch 1837, nachdem er alle Seitenorgane der Sproßachse als Blätter anerkannt hat, noch einmal besonders auf Goethe, als er von der Blüte spricht (67).

Es bekundet ferner C. E. v. Mercklin in seiner Abhandlung „zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten“ von 1846 (S. 6): „Goethe muß das Verdienst zugeschrieben werden, durch seine Pflanzen-Metamorphose auch zur gründlichen Erforschung der Blattbildung angeregt zu haben“. Friedr. Siegm. Voigt, der Fachvertreter in Jena, sagt 1850 in einem seiner Lehrbücher: Goethe „war der erste, der sie (= die Metamorphose) in ihrer Vollkommenheit begriff. Durch ihre Einsicht wurde vieles in der Botanik erst wirklich Wissenschaft, denn es war nun wenigstens für einen großen Theil der Erscheinungen ein Princip gegeben“ (67a).

5. *Kelch*

Calix leitet sich von dem griechischen Wort kalýptein = decken ab. Soweit ich sehen kann, wird das Wort Calix zuerst von Plinius gebraucht (bei der Beschreibung der Rose im 21. Buch seiner Naturgeschichte). Er unterscheidet an dieser Pflanze: Blätter, Blüten und Köpfe (Capita) und bei den Köpfen wiederum: Rinde (cortex) und Kelch (calix). Es heißt bei ihm: „Usus ejus dividitur in folia, et flores et capita ... in capite, alius cortex, alius calyx“. Sonst bezeichnet Plinius oft sowohl den Kelch der Rosenknospe wie auch das Perianth mit dem Wort Calix.

Die Antike sowohl wie das Mittelalter aber gehen im übrigen achtlos an dem Kelch als Blütenorgan vorüber. Ausgenommen ist

hierbei wiederum Albertus Magnus, der den Kelch als den ersten der fünf Blütenblattkreise erwähnt (vgl. im Kapitel Blüte).

Die ersten Beschreibungen des Kelches finden wir bei Carolus Clusius (1525—1609), der durch seine zahlreichen Reisen in Europa viele neue Pflanzen kennen lernte und durch deren vortreffliche Beschreibung und Abbildung die Pflanzenkenntnis sehr bereichert hat. In seinem Alter folgte er einem Ruf als Professor nach Leiden. Der Ausspruch: „de l'Ecluse, en effet, est le créateur de l'art descriptif en botanique" besteht insofern zu Recht, als Clusius unter den Verfassern der Kräuterbücher unstreitig den höchsten Rang einnimmt (68). In seiner französischen Ausgabe des Kräuterbuches des Dodoneus (Antwerpen 1557) sagt er: „Die Knospe der Rose, bevor sie sich öffnet, wird Calix genannt". Bei Beschreibung von *Nicotiana rustica* und *Tagetes patula* findet man bei Clusius noch öfter das Wort Calix in gleichem Sinne wie oben.

Caesalpin nannte die „Blumenkrone", die sich nach ihm aus Kelch und Krone zusammensetzt, folium (vgl. das Kapitel „Blüte"). Den Kelche selbst hat er aber auch bemerkt. Er entsteht nach ihm aus der Rinde. „Omnis vero flos cum ex intimis partibus, unde seminis materia erumpit, ortum ducat, exterius tegitur altero involucro, qui calix vocatur ... oritur autem hic cum extimus sit ex caulis cortice" (69).

Nach Roze ist sein französischer Landsmann, der bekannte Systematiker Tournefort, der erste, der die Aufmerksamkeit auf die Wichtigkeit des Kelches als eines besonderen Organes lenkte, und zwar in seinen Institutiones Rei herbarii (Paris 1700), wo er glaubt, eine bessere Definition des Kelches gegeben zu haben als seine Vorgänger. „Missum facio Calycem dici a voce graeca kalýpto tego, plus enim commodi ex mea nova calycis acceptatione sequitur, quam incommodi ex antiquae abusu" (70). Diese Meinung von Roze ist aber nicht zutreffend, denn wir sahen, daß bereits Albertus Magnus den Kelch als ersten der fünf Blattformationen der Blüte bezeichnet hat.

Und auch für Malpighi (1675) ist der Kelch bereits ein ausgezeichneter Organkomplex der Blüte (71). Im übrigen finden wir bei diesem genialen Forscher den ersten klaren Hinweis auf die Blattnatur des Kelches, „dessen verschieden gestaltete Blätter meist zugespitzt und gezähnt sind". „Varie configurantur calycis folia, ut plurimum tamen angularia sunt et dentata" (72). Es beschreibt Malpighi die Kelche verschiedener Pflanzen und nennt dabei den Kelch bei *Citrus*, *Olea* usw. einfach, bei *Hyoscyamus* röhrenförmig,

bei den Leguminosen tief eingeschnitten. Werden diese Einschnitte noch tiefer, wie bei *Capsella bursa pastoris*, kann man von Blättchen sprechen. „In plerisque altius laciniatur calyx, unde multiplicia distinguuntur foliola; ita in bursa pastoris quatuor exitantur" (73). Dennoch erkannte Malpighi die Blattnatur des Kelches im Grunde nicht. Nur dann spricht er von Blättern, wenn die Sepalen frei sind, nicht aber, wenn sie mehr oder minder vollständig miteinander verwachsen sind. Im übrigen ist der Kelch bei Malpighi, genau wie bei Caesalpin, eine Fortsetzung der Holz- und Rindensubstanz, wie an der Mispel, dem Apfel und Granatapfel zu sehen sei. „Elongatur autem ab attenuata corticis et ligni substantia, ut patet in mespilis, pomis et malo Punica" (74).

Bis auf Wolff und Goethe haben die Botaniker auch des 18. Jahrhunderts wesentlich morphologische Erkenntnisse über den Kelch nicht geäußert. Sogar die Vorstellung des Blattcharakters der Sepala, wie sie Malpighi und vorher Caesalpin und Jungius gehabt haben, scheint in dieser Zeit verloren gegangen zu sein. Nach Ludwig ist der Kelch die äußere „Haut" der Blüte (membrana exterior floris [75]), die „den Blättern ähnlich ist" (expansionem membranaceam foliis similem efficit [76]).

Auch bei Plaz (1706—1784, gleichfalls wie Ludwig Professor in Leipzig) finden wir nur den Hinweis, „daß die Kelche mancher Pflanzen die Form der Blätter nachahmen". Als Beispiel hierfür nennt er *Fragaria, Paeonia* und *Lycopersicum* (77).

Ohne besondere Betonung spricht Linné an einer Stelle von den Kelchblättern. So heißt es in seiner Philosophia botanica (S. 442) in dem Kapitel „Metamorphosis plantarum", wo er kurze und ohne näheren Zusammenhang dastehende Definitionen von Pflanzenorganen gibt: „Wenn die Nahrung zu den Blütchen des Blütenstandes gelangt ist, entstehen die Kelchblätter" (folia calicis). Linné läßt wie Caesalpin den Kelch aus der Rinde hervorgehen. „Calyx, cortex plantae in fructificatione praesens" (78).

Deutlicher aber, als alle Botaniker vor ihm, hebt C. F. Wolff die Blattnatur des Kelches hervor. In seiner Theoria generationis lesen wir: „Der Kelch ist nichts anderes als eine Anzahl modifizierter Blätter. In einigen Pflanzen erhellet dieses sehr deutlich" (79). Und an anderer Stelle: „Der Kelch ist der erste Teil der Fructification, dieser ist bei der Sonnenblume weiter nichts als eine Anzahl dicht zusammengehäufter kleinerer Blätter, als die vorhergehenden gewöhnlichen sind. Bei den Grasen besteht er gemeiniglich aus zwei Blättern, die kürzer sind, da die vorhergehenden ungleich länger

waren“ (80). Wolff ist auch der erste, der die Kelchblätter mit den Stengelblättern in Verbindung bringt und die ersteren gewissermaßen aus den letzteren ableitet. Nach der Feststellung, daß die Laubblätter nach und nach immer unvollkommener werden, sieht er fast keinen Unterschied mehr zwischen den letzten Stengelblättern und den Kelchblättern. „Ja in der Sonnenblume und vielen anderen geschieht dieses so deutlich, so schön, daß man nicht sagen kann, wo die gewöhnlichen Blätter der Pflanze aufhören und wo die, die zum Kelch gehören, anfangen“ (81).

Čelakovský (1885) hat behauptet, schon bei Batsch sei die Metamorphosenlehre zu finden. Die gleiche Behauptung hatte der Botaniker Karl Schimper (Gedichte, Mannheim 1847) vertreten. Er ging darin soweit, Goethe in ungehöriger Weise des Plagiats zu beschuldigen. Solche irrigen Ansichten beruhen auf einer gewissen Tradition, für die zwar eine Reihe älterer Literaturstellen angeführt werden können, die aber auch mit ebensovielen und gewichtigeren Stimmen widerlegt werden kann (82). Gegen Čelakovský und Schimper hat schon Schleiden (1804—1881) Stellung genommen, der ausdrücklich feststellte, daß „Goethe durch Batsch nicht beeinflußt und zu seinen Ideen angeregt worden ist“ (83). An ihn, der seinerzeit Direktor des botanischen Gartens in Jena war, ist ja manche aus Goethes Zeit stammende Überlieferung herangetreten. Im übrigen konnte er leicht aus Batschs eigenen Schriften ersehen, was es mit der Metamorphosenlehre bei ihm für eine Bewandtnis hat. Was Batsch über die Kelchblätter und ihr Verhältnis zu den Laubblättern sagt, ist nur dieses, daß der Kelch „vieles mit der Krone gemeinsam habe und wie sie einblättrig (monophyllum) oder vielblättrig“ (polyphyllum) sei. Mit diesen wenigen Worten aber, womit er nur Linné wiederholt, ist die Verwandtschaft des Kelches mit den Laubblättern kaum angedeutet, keineswegs aber die Blattnatur des Kelches in einem morphologischen Sinne wie bei Goethe ausgesprochen.

Nach Goethe sind „die Blätter des Kelches eben dieselben Organe, welche sich bisher als Stengelblätter ausgebildet sehen lassen“ (§ 32). Daß auch manche andere Botaniker vor Goethe und zu Goethes Zeit von den „Blättern“ des Kelches sprechen, ohne damit auf die morphologische Blattnatur des Kelches hinzuweisen, geschweige denn, die Identität der Laub- und Kelchblätter beweisen zu wollen, suchten wir bereits nachzuweisen.

Wie macht nun Goethe den Blattcharakter des Kelches anschaulich? Er leitet den Kelch bzw. das Perianth, genau wie es

heute noch üblich ist (84), aus den Hochblättern ab und führt als ein schönes Beispiel für die Übergangsformen zwischen Hoch- und Kelchblättern den Hüllkelch der Sonnenblume an, wo „die Stengelblätter nach und nach sich zusammenziehen, sich verändern, und sich sachte in den Kelch gleichsam einschleichen". Das schönste Resultat Goethes aber war die Identifizierung der — zumal in verschiedener Gestalt erscheinenden — gamosepalen Kelche mit solchen, die aus mehreren freien Blättern bestehen. Bekanntlich hatte Linné, wie auch die anderen Autoren seiner Zeit, erstere als „einblättrig" (monophylli) bezeichnet. Von der nur beschreibenden Botanik des 18. Jahrhunderts konnte kaum mehr erwartet werden. Goethe dagegen ging vergleichend vor. Dabei hatte er bemerkt, daß die Kelchblätter als Einzelorgane oft unkenntlich werden, indem „sie sich untereinander manchmal ganz, oft aber nur zum Teil verbinden und an ihren Seiten zusammenwachsen". „Die so nahe aneinander gerückten und gedrängten Blätter berühren sich auf das genauste in ihrem zarten Zustande, ... und stellen uns die glockenförmigen oder sogenannten einblättrigen Kelche dar, welche, mehr oder weniger von oben herein eingeschnitten oder geteilt, uns ihren zusammengesetzten Ursprung deutlich zeigen. Wir können uns durch den Augenschein hiervon belehren, wenn wir eine Anzahl tief eingeschnittener Kelche gegen mehrblättrige halten; besonders wenn wir die Kelche mancher Strahlenblumen (Compositen) genau betrachten. So werden wir zum Exempel sehen, daß ein Kelch der Kalendel, welcher in der systematischen Beschreibung als einfach und vielgeteilt aufgeführt wird, aus mehreren zusammen und übereinandergewachsenen Blättern bestehe, zu welchen sich, wie schon oben gesagt, zusammengezogene Stammblätter gleichsam hinzuschleichen" (§ 36). So gelangt er denn zu dem Schluß, daß der Kelch kein neues Organ der Pflanze sei, sondern daß er aus mehreren Blättern und Knoten bestehe, „welche die Natur sonst nacheinander und in einiger Entfernung voneinander hervorgebracht hätte" (§ 38).

In kurzer Zeit machten sich denn auch viele Botaniker diese Erkenntnis Goethes zu eigen. Man lese darüber z. B. in dem umfangreichen und damals viel benutzten „Handbuch der Naturgeschichte" (Göttingen 1803) des berühmten Joh. Friedr. Blumenbach nach, oder in den vielleicht ebensoviel studierten „Grundlagen der Anatomie und Physiologie der Pflanzen" des Berliner Botanikers H. F. Link. Beide beziehen sich auch ausdrücklich auf Goethe, wenn sie „von der Umwandlung der Pflanzenteile", ins-

besondere „der Laubblätter z. B. in den Kelch der Blüte" sprechen (85).

6. *Blumenkrone*

Genau wie bei den Kelchblättern sprechen schon viele Botaniker vor Wolff und vor Goethe, wie Albertus, Caesalpin, Jungius usw., von den einzelnen Blumenblättern als den „folia floris". Den Aufbau verwachsener Kronen hingegen durchschauten sie nicht und bezeichneten sie — ebenso wie dies in entsprechenden Fällen beim Kelch geschah — als einblättrig (monopetalae). Bezüglich ihrer Herkunft wird die Krone als eine Hervorbringung der Sproßrinde angesehen. Diese Ansicht wurde auf Grund aristotelischer Vorstellungen zuerst von Caesalpin aufgebracht und später von Malpighi unterstützt. „Ab hujus extremo erumpunt a lanciniato cortice calycis folia; ab eodem pariter segmento floris folia emergunt" (86). Noch Linné läßt die Blumenblätter aus dem Bast der Pflanze hervorgehen(87). Stempel und Stamina dagegen sollten Produkte des Markes und Holzes, die Kelchblätter, wie wir sahen, der Rinde sein. Der Gedanke an eine morphologische Identität dieser Organe konnte auf Grund einer solchen Allgemeinanschauung nicht gefördert werden. Auf die gefüllten Blüten macht als erster Malpighi (88) aufmerksam, worüber später zu sprechen sein wird.

Im Gegensatz zu seinen Vorgängern spricht Wolff der Krone Blattnatur zu. An jener Stelle, wo er den Kelch als aus Blättern bestehend beschrieben hat, sagt er weiter: „Die Blumenblätter sind wiederum nicht anderes, die Grase beweisen dieses. Dieser ihre Blume ist vom Kelch nicht im geringsten unterschieden; sie ist also von den vorhergehenden gewöhnlichen großen Blättern ebenso und nicht anders verschieden, als der Kelch von ihnen verschieden ist". Um nun weiter zu beweisen, daß Krone und Kelch, aber auch Krone und Laubblätter, gleichwertige Organe sind, schreibt Wolff (89): „die *Statice* hat viele Kelche, der unterste ist blaß und ohne Farbe, die folgenden fallen allmählich immer mehr und mehr ins rötliche, der oberste, welcher nunmehro die Blume selbst ist, denn es gibt keine andere, und sie hat auch alle Eigenschaften einer Blume, ist also am stärksten gefärbt, übrigens aber der Figur nach nicht im geringsten von den vorhergehenden Kelchen unterschieden. Kann man nun noch zweifeln, daß Kelch und Blume dem Grunde nach einerley seyn?"

Hieraus ist Wolffs richtige Erkenntnis der Blattnatur des Kelches als auch der Blumenkrone klar zu ersehen. In der ersten

Ausgabe seiner Theoria generationis (Halle 1759) hat er von diesen Erkenntnissen noch nicht berichtet.

Batsch, den man mit gutem Recht als einen von Goethes botanischen Lehrern ansehen kann, sagt hingegen 1787 noch ganz im Sinne Linnés, daß „die Krone aus mehreren Blättern“ oder — „aus einem einzigen besteht, daher einblättrige und vielblättrige Blumenkronen (monopetala und polypetala)“ zu unterscheiden seien (90). Goethe anderseits sieht, unabhängig von Wolff, und ohne ihn damals (1790) überhaupt gekannt zu haben, die Krone immer als aus mehreren Blättern bestehend an, auch im Falle von Sympetalie.

Durch vergleichende Untersuchungen gelingt es Goethe zu zeigen, daß die Blumenblätter, trotz der an ihnen wahrnehmbaren Besonderheiten, namentlich der lebhaften Färbung, doch den anderen Blattorganen der Pflanze homolog sind. „Sie bilden uns neue, ganz verschiedene Organe vor“, heißt es in § 41, „und würden uns ihren Ursprung ganz unkenntlich machen, wenn wir die Natur nicht in mehreren außerordentlichen Fällen belauschen könnten“. So führt Goethe Kelche an, die dadurch auf den Übergang des Kelches zur Krone hinweisen, daß sie an Stelle der grünen Farbe, die sie mit Stengelblättern gemein haben, in ihren Spitzen oder Rändern blumenblattartig gefärbt sind. Sehr deutlich ist dieser Übergang bei der Nelke zu sehen, wo „die Spitzen und Ränder des Kelches zu zarten, ausgedehnten gefärbten wirklichen Anfängen der Kronenblätter umgebildet werden, wodurch wir denn die Verwandtschaft der Krone und des Kelches abermals deutlich erkennen“ (§ 42). Gleicherweise hält Goethe die Krone als mit den Stengelblättern verwandt, die an vielen Pflanzen oft schon „mehr oder weniger gefärbt sind, lange ehe sie sich dem Blütenstande nähern; andere färben sich vollständig in der Nähe des Blütenstandes“ (§ 43). In manchen Fällen „überspringt die Natur gleichsam das Organ des Kelches“, so daß hier direkt „Stengelblätter zu Kronenblättern“ übergehen. Als Beispiel hierfür nennt Goethe gewisse Tulpensorten, bei denen hin und wieder am Stengel ein völlig ausgebildetes und gefärbtes Kronenblatt zu sehen sei. „Ja noch merkwürdiger ist der Fall, wenn ein solches Blatt halb grün, mit seiner einen Hälfte zum Stengel gehörig, an demselben befestigt bleibt, indeß sein anderer und gefärbterer Teil mit der Krone emporgehoben und das Blatt in zwei Teile zerrissen wird“ (§ 44).

Auf der anderen Seite bestehen enge Beziehungen zu den Staubblättern, wie namentlich die gefüllten Blüten zeigen. Diese spielen schon bei Ludwig, Linné und Batsch eine Rolle. Letzterer

sagt sogar (S. 249): „Man ist imstande, die Verwandlung von ihrem ersten Anfang bis zur Vollendung in verschiedenen nebeneinanderstehenden Teilen zu verfolgen". „So verändert sich z. B. meistens die einfache Blume dann in eine gefüllte, wenn sich, anstatt der Staubfäden und Staubbeutel Blumenblätter entwickeln, die entweder an Gestalt und Farbe vollkommen den übrigen Blättern der Krone gleich sind oder noch sichtbare Zeichen ihres Ursprungs an sich tragen". Auch in dieser Hinsicht also hat GOETHE Vorgänger. Sein Verdienst dagegen ist es, den Gedanken an die Blattnatur der Petala in einen umfassenden Zusamenhang aufgenommen zu haben. Erst dadurch wurde ihm die Schlagkraft verliehen, die er von da ab besaß.

7. *Staubblätter*

Soweit ich sehen kann, werden die Staubgefäße zuerst bei ALBERTUS MAGNUS erwähnt, er nennt sie „emissiones linearum" (vgl. den Abschnitt über „Blüte").

Die ersten einfachen Beschreibungen der Stamina gibt dann im 16. Jahrhundert LEONHART FUCHS. Er unterscheidet bereits Staubfäden und Antheren (Apices). „Stamina sunt, qui in medio calycis erumpunt apices, sic dicta quod veluti filamenta floris sinu prosiliant" (91).

Bei CAESALPIN finden wir für stamina den Ausdruck „flocci" (92). Auch die anderen Verfasser der Kräuterbücher geben z. T. recht primitive Definitionen.

DODONEUS bezeichnet in seiner „Florum et coronariarum etc. historia" (1568) als Stamina, was „gewissermaßen wie Fäden aus dem innersten Grund der Blüte und dem Kelch hervorkommt". Apices sind gewisse dickliche Anhängsel am Gipfel der Staubfäden. Bei CLUSIUS finden wir freilich bessere Beschreibungen; er erwähnt auch als erster den Pollen. „Sic stamina medium floru moccupant, quorum apices primum calidi, deinde, ubi obversi sunt flavi et quasi pulvere quodum conspersi (quali sunt omnium fere florum apices) quae stilum trisulcum, ut in plerisque aliis floribus, ambiunt" (93).

Im 17. Jahrhundert behandelt JUNGIUS die Stamina bereits unter vergleichenden Gesichtspunkten, ohne jedoch ihre morphologische Natur erforschen zu wollen. Für Filament und Anthere gebraucht er die Ausdrücke pediculum und capitulum. „Stamina pediculo constant et capitulo. Stamina fere inter se aequalia sunt. Staminum pediculi fere semper simplices sunt" (94). Er zählt eine

Anzahl von Pflanzen auf, die sich durch die Zahl der Stamina unterscheiden.

Eingehender als seine Zeitgenossen äußert sich MALPIGHI über die Stamina. Nach ihm besteht das Staubgefäß aus Stiel und Kapsel und wird von holzigen Röhren, Tracheen und Zellen gebildet (95). Zahl, Gestalt und Anheftungsweise der Staubblätter sind verschieden. „Inter caeteras partes, quibus flores integrantur, stamina non ultimum sortiuntur locum. Haec igitur varia sunt, penes numerum, figuram et extortum“ (96). Neben Beschreibungen gibt MALPIGHI gute Abbildungen. Er weist hierbei auf die eigentümliche Gestalt mancher Stamina hin. So hätten viele Pflanzen, wie *Rumex acetosa*, wie er meint, an Stelle der Staubblätter federartige Gebilde. Er verwechselt sie also mit Narben von weiblichen Blüten (97). Die Antheren bestehen nach ihm aus Fächern, die eine Masse von Körnchen enthalten. Bei den gefüllten Blüten weist MALPIGHI darauf hin, daß die Staubgefäße oft fehlen, weil sie blattartig geworden sind.

Bei LUDWIG, unserem Gewährsmann aus der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts, findet man keinen neuen Gesichtspunkt (98).

Nach LINNÉ unterscheiden sich Filamente und Antheren durch Anzahl, Gestalt und Anheftung (99). Die Beobachtung, daß die Stamina sich in Blumenblätter verwandeln können (gefüllte Blüten), fehlt auch bei ihm nicht. „Fit dum stamina excrescunt in petala ...“ (100). Schon MALPIGHI hatte dies bemerken können.

Zwar hat sich auch WOLFF mit den Stamina befaßt, dennoch schreibt er in seiner „Theoria generationis“, in der 2. Ausgabe von 1764, wo er die Blüte bespricht: „Die Staubgefäße übergehe ich, weil an ihnen bei unseren Vorhaben nichts gelegen ist“ (101).

Ebensowenig findet sich bei BATSCH eine Andeutung über die morphologische Natur dieser Organe. Er unterscheidet als wesentliche Teile Staubbeutel, der nach ihm „aus einer zusammengelegten Haut“ (102) besteht, und Blumenstaub, als zufälligen Teil den Staubfaden (103). Die Verwandlung von Staubgefäßen in Blumenblätter hat er ebenfalls beobachtet (104).

Durch Vergleichen und Ableiten die morphologische Natur, die „innere Identität“ der Staubblätter mit anderen Blattorganen zu erkennen, blieb GOETHE vorbehalten. So schreibt er, die nahe Verwandtschaft der Staubgefäße mit der Krone sei „in die Augen fallend“. Bei den gefüllten Blüten kann man „diesen Übergang in allen seinen Stufen beobachten“. „Bei der *Canna* zieht sich ein

wahres wenig verändertes Kronenblatt am oberen Rande zusammen, und es zeigt sich ein Staubbeutel, bei welchem das übrige Blatt die Stelle des Staubfadens vertritt“ (§ 47). Es kann sich aber ebenso ein Staubblatt aus einem Blumenblatt entwickeln, wie umgekehrt ein Staubblatt sich in ein Blumenblatt zurückverwandeln kann. „Wir müssen die Erscheinungen vorwärts und rückwärts gegeneinander halten. Denn wir können ebenso gut sagen: ein Staubwerkzeug sei ein zusammengezogenes Blumenblatt, als wir vom Blumenblatte sagen können: es sei ein Staubgefäß im Zustande der Ausdehnung“ (§ 120). Bei den Rosenarten weist GOETHE dann auf die Übergangsstufen zwischen den beiden Blütenorganen hin und bemerkt hier „innerhalb der vollkommen gebildeten und gefärbten Kronenblätter andere, welche teils in der Mitte, teils an der Seite zusammengezogen sind; diese Zusammenziehung wird von einer kleinen Schwiele bewirkt, welche sich mehr oder weniger als ein vollkommener Staubbeutel sehen läßt, und in eben diesem Grade nähert sich das Blatt der einfacheren Gestalt eines Staubwerkzeuges. Bei einigen gefüllten Mohnen ruhen völlig ausgebildete Antheren auf wenig veränderten Blättern der stark gefüllten Kronen, bei anderen ziehen staubbeutelähnliche Schwielen die Blätter mehr oder weniger zusammen“ (§ 48). So handelt es sich nach GOETHE bei den Staubwerkzeugen um dieselben Organe, „die wir bisher als Kronenblätter sich ausbreiten gesehen haben“ (§ 50).

Man muß es mithin als ausschließliches Verdienst GOETHES werten, die Blattnatur der Staubgefäße erkannt zu haben. In der gesamten Literatur vor GOETHE findet man nirgends einen diesbezüglichen Hinweis, der morphologisch auszuwerten wäre; man war über eine bloße, mehr oder weniger unzureichende Beschreibung der Verhältnisse nicht hinausgekommen. GOETHE hat hier eine wirklich bedeutende morphologische Entdeckung gemacht. Noch in dem Jahrzehnt nach GOETHES Tode war es den Botanikern bewußt, daß keinem anderen als ihm diese Erkenntnis zu verdanken ist. Eine Autorität wie HUGO VON MOHL in Tübingen äußert sich in der Zeitschrift „Flora“ im Jahre 1836 hierüber so: „Über die Tatsache, daß die Staubgefäße aus der Metamorphose von Blättern hervorgegangen sind, herrscht bei der Mehrzahl der jetzt lebenden Botaniker kein Zweifel mehr, seitdem GOETHE diesen Satz ausgesprochen, ROBERT BROWN, DECANDOLLE, RÖPER u. a. sich für denselben erklärt haben“ (105). Und ERNST MEYER schlägt 1839 vor, allerdings an einer versteckten Stelle (105 a), für stamen nunmehr „Staubblatt“ zu sagen.

8. *Fruchtknoten und Fruchtblätter*

Hinsichtlich des Fruchtknotens oder Pistills hatten sich bis zu Goethes Zeiten folgende Auffassungen gebildet.

Mattiolus, Fuchs und Clusius (16. Jahrhundert) geben in ihren Kräuterbüchern die ersten einfachen Beschreibungen des Pistills. Clusius sagt von dem „pestel“ von *Hibiscus trionum,* daß es in der Mitte der Blüte stehe und eine gelbe Säule darstelle. An Stelle von „pestel“ gebraucht er auch das Wort stilus in derselben Bezeichnung bei der Beschreibung der Blüte von *Crocus vernus.* „Umbilicum occupant tria flava·stamina, inter quae stilus eminet, extrema parte trifidus, aurei coloris“ (106). Wir finden aber bei Clusius für den Griffel auch das Wort Pistill („stilum prominentum sive pistillum habeat“) bei der Beschreibung der Blüte von *Primula veris* (107). Clusius bemerkte als erster, daß das Pistill aus mehreren Teilen besteht, denn er spricht bei *Althaea frutex* von einem „Stilus albus multifidus“ (108) und bei *Althaea americana* von dem „stilus medius suprema parte ramosus“ (109).

Wie bei allen Verfassern der Kräuterbücher wird das Wort Pistill aber auch bei Clusius in einer ganz schwankenden Bezeichnung gebraucht.

Malpighi kommt ebenfalls nicht über eine durchaus unvollständige Beschreibung hinaus, obwohl er den Fruchtknoten für den wichtigsten Teil der Blüte hält, demgegenüber die anderen Blütenorgane nur Schutzhüllen sein sollen (110). Er bezeichnet ihn als „uterus“ oder „seminum locus“, auch als „stilus“, und sagt von ihm, er bilde „den mittleren Teil der Blüte, der in seiner Höhlung die Samen birgt und sich in einen Anhang zwischen die Staubgefäße fortsetzt“. „Stilus igitur pars est, centrum floris occupans, quae concavitate semen fovens, appendice assurgit, luditque inter stamina“ (111). Der Fruchtknoten von *Amygdalus* habe „eine ovale Form, die mit dem Griffel versehen ist, welcher ganz durchbohrt und an der Spitze mit einem Köpfchen oder Trichter ausgestattet ist“. Je mehr der Fruchtknoten bei der Fruchtentwicklung anschwelle, um so kleiner werde der Griffel, bis er schließlich ganz abwelke (112). Über die Blattnatur der Fruchtknotenwandung findet man keine Andeutung. Bei den gefüllten Blüten bemerkt er oft das Fehlen der Fruchtknoten, bei anderen Pflanzen macht er die gute Beobachtung, daß die Griffel unten in ein röhrenförmiges Blatt vereinigt sind (113).

Tournefort erläutert in seinen Institutiones rei herbarei (Paris 1700) die Bedeutung des Pistills folgendermaßen: „Pistill

nenne ich denjenigen Teil, welcher die Mitte der Blüte zwischen den Stamina einzunehmen pflegt. Das Pistill ist oft nichts anderes als eine sehr zarte Frucht" (114).

Nach Ludwig setzt sich das Pistill aus Fruchtknoten (ovarium) und Griffel (stylus) zusammen. „Pistillum est pars stylo componitur ... Nota igitur characteristica pistilli in situ centrali posita est. Ovarium est pars pistilli inferior, quae futuri fructus delineationem sistit" (115). Bemerkenswert ist Ludwigs Angabe, daß sich bei der Lotusblume und Rose die Pistille in Blätter oder sogar in ganze Blüten umwandeln könnten. Eine nähere Erörterung fehlt jedoch: „... et loco pistilli folia et novos flores prodire, in loto et rosa experientia docuit" (116).

Bei Linné offenbart sich der Systematiker. Er gibt nur eine beschreibende Übersicht der verschiedenen Pistillformen, ohne auf deren generelle Morphologie einzugehen (117).

In der ersten Ausgabe der Theoria generationis (Halle 1759) spricht Wolff bei Behandlung des Pistills nur von „einem länglichen, zylindrischen, oben verschlossenen Körper" (§ 130). Oder er beschreibt den Fruchtknoten als „länglich zylindrisch, schmal und aus länglichen, parallelen Gefäßen zusammengesetzt" (§ 132). Bezüglich der Blattnatur der Carpelle (117 a) findet sich in den Werken von Wolff nur ein kurzer Hinweis, und nur an einer Stelle; es dürfte dieser der erste überhaupt sein: „Die Blätter des Pistills sind unvollkommener als die Blätter der Blume" (118). Daraus geht hervor, daß Wolff eine Vorstellung von der Blattnatur der Carpelle hatte. Leider gibt er keine nähere Darlegung, weshalb Carpelle hatte. Allerdings ist diese Stelle ohne Wirkung geblieben und hat auch in historischer Hinsicht bisher nicht die ihr gebührende Beachtung gefunden.

So sucht man auch bei Batsch vergeblich nach einer morphologischen Betrachtung der Carpelle. „Der Stempel", sagt er, „setzt sich aus Fruchtknoten und Narbe zusammen. Der Fruchtknoten (Germen) besteht aus zwei Platten, welche mit ihren Rändern aneinanderliegen und zwischen sich die Samen enthalten (119).

Hatte Goethe alle Organe der Blüte als Blätter identifiziert, so ist auch bei dem Pistill sein Bestreben, „die Struktur der weiblichen Teile" auf dem gleichen Wege zu erklären, „die innere Identität anschaulich zu machen" (§ 67). So weist er auf die Ähnlichkeit der Staubfäden mit den Griffeln hin, „die von gleichem Maße oder nur um weniges länger oder kürzer" gebildet sind. „In vielen Fällen sieht der Griffel fast einem Staubfaden ohne Anthere gleich,

und die Verwandtschaft ihrer Bildung ist äußerlich größer als bei den übrigen Teilen“ (§ 69). Aber auch die nahe Verwandtschaft der Griffel und Narben mit den Blumen- und Kelchblättern hat Goethe durch seine vergleichenden Untersuchungen erkannt. Er gibt hierfür mehrere gute Beispiele: „So ist z. B. das Pistill der *Iris* mit seiner Narbe in völliger Gestalt eines Blumenblattes vor unseren Augen. Die schirmförmige Narbe der Sarracenie zeigt sich zwar nicht so auffallend aus mehreren Blättern zusammengesetzt, doch verleugnet sie sogar die grüne Farbe nicht. Wollen wir das Mikroskop zu Hilfe nehmen, so finden wir mehrere Narben, z. E. des *Crocus*, der *Zanichellia*, als völlig ein- oder mehrblättrige Kelche gebildet“ (§ 71). Umgekehrt können Griffel und Narben sich auch in Blumenblätter zurückverwandeln. Als Beispiel hierfür nennt Goethe den *Ranunculus asiaticus*, wo bei der Füllung der Blüte „sich die Narben und Pistille des Fruchtbehälters zu wahren Kronenblättern umbilden, indessen die Staubwerkzeuge gleich hinter der Krone oft unverändert gefunden werden“ (§ 72).

Es konnte Goethes Aufmerksamkeit auch nicht entgehen, daß der Griffel oft aus mehreren einzelnen Griffeln zusammengewachsen ist. „Die Teile, aus denen er besteht, lassen sich kaum am Ende, wo sie nicht einmal immer getrennt sind, erkennen“ (§ 70). Bei den Nelken beobachtet er, daß die Fruchtknoten sich in kelchähnliche Blätter verwandeln und die Griffel hierdurch kleiner werden. Er fand sogar Nelken, „an denen sich das Fruchtbehältnis in einen wirklichen vollkommenen Kelch verwandelt hat, indeß die Einschnitte desselben an der Spitze noch zarte Überbleibsel der Griffel und Narben tragen und sich aus dem Innersten dieses zweiten Kelches wieder eine mehr oder weniger vollständige Blätterkrone statt der Samen entwickelt“. Durch diese Beobachtungen schloß Goethe auch richtig auf die Blattnatur der Früchte. Nach ihm ist „die Hülse ein einfaches, zusammengeschlagenes, an seinen Rändern verwachsenes Blatt, die Schoten würden aus mehr übereinander gewachsenen Blättern bestehen, die zusammengesetzten Gehäuse erklärten sich aus mehreren Blättern, welche, sich um einen Mittelpunkt vereinigt, ihr Innerstes gegeneinander aufgeschlossen und ihre Ränder miteinander verbunden hätten“ (78).

Goethe hat damit auch die Carpelle, als oberste Blattformation der Blüte, mit Blättern identifiziert und hierdurch seine bedeutendste botanische Entdeckung gemacht. Wie weit diese historische Tatsache den Zeitgenossen bewußt gewesen sein mag, bleibe dahingestellt. Aus der Literatur ergibt sich hierfür kein klares Bild. Erst

im Jahre 1837 finde ich — bei dem Franzosen Auguste de Saint-Hilaire — die Reihe der Forscher, die den einfächrigen Fruchtknoten als ein modifiziertes Blatt, den mehrfächrigen als ein Verwachsungsprodukt mehrerer derartiger Blätter ansehen, in folgender Reihenfolge genannt: Goethe, de Candolle, Dunal, Turpin, Roeper usf. (119a). Die Bezeichnung „Fruchtblatt" wird alsdann zum erstenmal im Jahre 1839 von dem Königsberger Botaniker Ernst Meyer gebraucht (119b).

9. *Nektarien*

Der Antike war nur die Nektarabsonderung als solche bekannt (120). Die Nektarien zu bemerken, blieb der Neuzeit vorbehalten. Und zwar war es Dodoneus, der als erster die Beschreibung eines Nektariums gab (121). Besser ist die Darstellung der Nektarien von *Fritillaria* bei Clusius. Er vergleicht ihr Sekret mit Perlen oder Tränen. „Singula floris folia interna parte in ipsis unguibus singularibus tuberculis praedita sunt, quae meridiano etiam solo limpidissimam dulcemque aquam extillant lachrymarum in morem, ut uniones propendentes videantur, sed abundantius pluvio tempore: ea deinde tubercula marcescentibus floribus in albas lacunas abeunt" (122).

Sehr eingehend berichtet Malpighi über die Nektarien von *Ranunculus* und *Fritillaria*. Er nennt sie „muschelartige Vertiefungen", die sich an der Innenseite der Perianthblätter befinden und den Honigsaft enthalten. „Mirabile est, quod natura quasi conchas in florum foliis exitavit, quibus mel ranunculo miramur: in huius interiori parte, non longe ab implacentatione, concha rotunda observatur, quae mello diaphanoque semiconcreto repletur succo: Hanc mire cooperit velabrum, hic revulsum" (123).

Tournefort (124), Vaillant (125), Pontedera (126), um nur einige Namen zu nennen, haben die Nektarien verschiedener Pflanzen abgebildet. In den Beschreibungen findet man jedoch nichts, was der Erkenntnis ihrer morphologischen Natur näherführen könnte.

Linné hat als erster eine größere und zusammenhängende Arbeit über die Nektarien veröffentlicht bzw. veröffentlichen lassen (127), nachdem er schon 1735 in seinem System der Natur (S. 8) den Namen Nektarium geprägt und sich auch des öfteren über Nektarien ausgesprochen hatte. Er sah das Nektarium als einen Teil der Corolle an, wenn er sagte: „Corollae species dua sunt: 1. Peta-

lum, 2. Nectarium "(128). In seiner Philosophia botanica spricht er von dem Nektarium als dem zur Blüte gehörigen honigtragenden Teil: „Nectarium, pars mellifera flori propia" (129). An anderer Stelle sagt er: „Nectarium, si a petalis distinctum, communiter ludit. Humor melleus secernitur in plerisque floribus Monopetalorum tubus plerumque mel continet" (130).

Am ausführlichsten hat sich Linné in der Dissertation „Nectaria Florum" des B. M. Hall geäußert. Auch diese Arbeit enthält im wesentlichen nur eine Aufzählung verschiedener Fälle nebst Beschreibungen der Nektarien von *Aconitum*, *Aquilegia*, *Helleborus*, *Trollius*, *Nigella*; bei *Parnassia* weist er zum erstenmal auf die eigenartige Gestalt von deren Nektarien hin: „Fast runde Schuppen, die mit elf Zähnen gewimpert sind und oben mit einem Köpfchen abschließen".

Nicht wesentlich weiter in der Kenntnis der Nektarien ist Batsch gekommen, der an einer Stelle davon spricht, das Nektarium stelle „eine Grube in der Oberfläche der Blumenblätter" dar (131). An anderem Orte macht er noch die kurze Bemerkung, daß „beim Schwarzkümmel die Honigbehälter wirklich in Blütenblätter auswachsen" (132). Hier werden also besonders die blattartigen Nektarien beachtet, ohne daß freilich vergleichende Gesichtspunkte eine nennenswerte Rolle spielen.

Diese beherrschen aber auch hier wieder die Darstellung Goethes, dem es dabei besonders auf die Nektar- oder Honigblätter ankommt. So sind nach ihm Nektarien „langsame Übergänge von den Kelchblättern zu den Staubgefäßen". Er beobachtet, daß bei manchen Pflanzen der Übergang von der Krone zu den Staubwerkzeugen nicht „mit einem Schritt zurückgelegt wird". „Die Natur bringt vielmehr Zwischenwerkzeuge hervor, welche an Gestalt und Bestimmung sich bald dem einen, bald dem anderen Teile nähern" (§ 51). Als Beispiel für die Ähnlichkeit der Nektarien mit den Staubblättern wird *Parnassia* angeführt. Bei *Vallisneria* und *Fevillea* gleichen sie Staubfäden ohne Antheren. Für die Ähnlichkeit der Nektarien mit den Blumenblättern bringt Goethe ebenfalls einige treffende Beispiele. Sind auch bei manchen Blättern die Nektarien nur kleine, mit honigartigem Saft gefüllte Grübchen, die sich unten an der Innenseite der Blumenblätter befinden, so wachsen diese Grübchen bei anderen Blumen auf der Rückseite spornartig hervor. Bei *Aequilegia* wechseln Blumenblätter mit gespornten Nektarien ab. Als Beispiele für solche führt Goethe sodann noch *Aconitum* und *Nigella* an, „wo man mit geringer Aufmerksamkeit ihre

Blattähnlichkeit bemerken wird". Bei *Nigella* wachsen die Nektarien sogar oft in Blätter aus, und es entsteht dadurch eine gefüllte Krone.

Rückblickend können wir also feststellen, daß die Botaniker des 16., 17 und 18. Jahrhunderts lediglich in beschreibender Hinsicht die verschiedenen Nektarien betrachtet haben. GOETHE ist der erste, der die morphologische Seite des Problems auffaßt.

Daß die GOETHEsche Deutung des Nektariums, soweit es blatt- oder schuppenförmigen Charakter trägt, als sein Verdienst anerkannt wurde, zeigen uns zahlreiche Literaturstellen der Folgezeit. So meint LINK in einem Jahresbericht über die Arbeiten für physiologische Botanik an einer Stelle: „Die Deutung der Nektarien in GOETHES Schrift war damals neu und weit führend, so daß sie, obwohl weniger beachtet, unstreitig die glänzendste Seite seines Buches ist" (133).

Anmerkungen.

1 De Vegetabilibus, Buch I, S 57. Im Druck erschienen erst 1517.

2. Ebenda, Buch VI, S 504

3. Auf S (2) der Explicatio: „Internodium, quod inter artus vel genicula medium intercedit, dici consuevit"

4. Ebenda S. (1).

5 Zitiert nach der späteren, gleichfalls posthumen Ausgabe von JOACHIM JUNGIUS, Opuscula botanico-phys.. Coburg 1747. S. 7.

6. Ebenda S 11.

7 Ebenda S. 10

8. Ebenda S. 13, bei der Frage, ob die Glieder der *Opuntia* Stengel oder Blätter seien.

9. MARCELLO MALPIGHI, Anatome plantarum, I. Teil, London 1675, S. 21.

10. Ebenda S. 21.

11. CHR G. LUDWIG, in dem seinerzeit viel benutzten Lehrbuch Institut. Hist.-phys., Leipzig 1742, wiedergegeben nach der 2. Ausgabe von 1757, S. 202

12. Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanze Leipzig 1846, S. 35.

12a. Vgl. dazu die Ausführungen bei W. TROLL, Vergl. Morphologie d hoh. Pfl., 1. Band, I. Teil, S. 172 (Berlin 1937).

13. Viele Daten der Zeit nach 1790 verdanke ich der Bibliographie von GÜNTHER SCHMID, „Goethe und die Naturwissenschaften" (Halle 1940)

14. I. Teil, Halle 1787, S 88.

15. Sperrung von mir. SCH.

16. Vgl. hierzu die Skizze GOETHEs zum Aufbau des Stengels aus Knoten und Blättern. Werke Weimarer Ausgabe Abt. II, Bd. 13. Tafel zu S. 120.

17. I. 1. Teil, Berlin 1937, S. 56.

18. Ebenda S. 75.

19. Weimarer Ausgabe Abt. II, S. 332

20. Theophrastea, Studien zur botanischen Begriffsbildung, Göteborg 1937, S. 77.

21. NATHANAEL HIGHMORE, The History of Generation, London 1651. HIGHMORE gibt auf den ersten Seiten (unnumeriert) seines Buches eine Beschreibung und Abbildungen von Keimblättern und keimenden Samen.

22. Vgl. hierzu JULIUS SCHUSTER. JUNGIUS' Botanik als Verdienst und Schicksal, in: Festschrift der Hamburgischen Universität anläßlich ihres 10jährigen Bestehens, Hamburg 1929, S. 27 ff. auf S. 38.

23. Anatome plantarum, London 1675, S. 9.

24. Inst. Hist.-phys. Ed. II, Lips. 1757, S. 257.

25. Ebenda S. 26.

26. Philosophia botanica, Stockholm 1751. Obige Stelle zitiert nach Ed. IV, Halae 1809, S. 102.

27. Ebenda S. 92.

28. Theorie von der Generation, Berlin 1764.

29. Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanze, I., Halle 1787. S. 198.

30. Ebenda S. 203.

31. Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Göttingen 1807, S. 241.

32. De Asparagi officinalis L. germinatione, Königsberg 1828, S. 20; ferner in: Linnaea, Berlin 1830, S. 303, 315.

33. S. 16.

34. Causae plantarum II, S. 22.

35. Nur beiläufig sei gesagt, daß man z. B. in den Kräuterbüchern des 16. Jahrhunderts über die Laubblätter nur kurze nichtssagende Definitionen ohne vergleichende Gesichtspunkte zu finden vermag

36. Opuscula Botanico-phys., Coburg 1747. S. 10. Vgl. auch MARTIN MÖBIUS, Geschichte der Botanik, Jena 1937, S. 148.

37. Anatome plantarum, I. London 1675, S. 32.

38. Ebenda S. 32.

39. Institut. Hist.-phys., Lips. 1757, S. 26. Wir lassen die Frage unerörtert, ob jene Einteilung der Blätter ursprünglich von LUDWIG stammt

40. Ebenda S. 25.

41. Philosophia botanica, Halae 1809, S. 92.

42. Theorie von der Generation, Berlin 1764, S. 232.

43. Novi comment. Acad. Petropol. XII, 1766—1767, S. 403.

44. 1817 in: Zur Naturwissenschaft überhaupt, besonders zur Morphologie I., 1. Heft, Stuttgart und Tübingen, S. 80—87.

45. Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanze, Halle 1787, S. 91.

46. Ebenda S. 119.

47. 26. II. 1794. Weimarer Ausgabe IV.

48. Weimarer Ausgabe II. Abt., 6., S. 117.

49. Zitiert nach W. TROLL, Goethes Morphologische Schriften, Jena, S. 52.

50. Vgl. hierzu auch die von TROLL gegebene Abbildung in seiner Ausgabe von Goethes Morphologischen Schriften, S. 137.

51. Weimarer Ausgabe II. Abt., 6, S. 119—120.

52. Metamorphose der Pflanze, § 76.

53. Vgl. hierzu W. TROLL, Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte, Berlin 1928, S. 71—73.

54. Handbuch der botanischen Terminologie, Nürnberg 1833, S. 232.

54a. Vgl. dazu die Darstellung und Kritik bei W. TROLL, Vergl. Morphologie d. höh. Pfl., 1. Band, II. Teil, S. 1318 f. (Berlin 1937).

55. De vegetabilibus, Buch IV, S. 485.

56. Vgl. J. SACHS, Geschichte der Botanik, München 1875, S. 24, L. FUCHS, l. c. auf der (2.) Seite seiner Explicatio.

57. De plantis, Lib. XVI, Florenz 1583, S. 14.

58. Opuscula Botanico-phys., Coburg 1747, S. 26.

59. Ebenda S. 43.

60. Ebenda S. 22.

61. Sperrung von mir. SCH.

62. Anatome plantarum, London 1675, S. 55.

63. Institut. Hist.-phys., Lips. 1757, S. 50.

64. Philosophia botanica, Halae 1809, S. 103.

65. Vgl. W. TROLL, Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte, Berlin 1928, S. 52—54.

66. Vgl. auch W. TROLL, Über die morphologische Natur der Blütenorgane in „Der Biologe" 1939, Heft 2, S. 40 ff.

66a. Goethes Briefwechsel mit W. u. A. v. Humboldt. hrsg. von L. GEIGER, Berlin 1909, S. 305.

66b. So auf die Nrn 1611, 1612, 1626, 1627, 1643, 1665 u. a.

66c. Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanze, S. 61, Heidelberg 1812.

67. J. F. SCHOUW, Natur-Skildringer, Kopenhagen 1837. Oben zitiert nach der Übersetzung: Naturschilderungen, Kiel 1840, S. 43.

67a. Handbuch der praktischen Botanik, I, S. 25, Jena 1850.

68. Vgl. F. W. P. HUNGER, Charles de l'Escluse, s'Gravenhage 1927, S. 328.

69. De plantis Lib. XVI, Florenz 1583, S. 15.

70. M. E. ROZE, Bulletin de la Societé botanique II. Paris 1895. S. 215.

71. Anatome plantarum, London 1675, S. 41.

72. Ebenda S. 42.

73. Ebenda S. 41.

74. Ebenda S. 42.

75. Institut. Hist.-phys., Lips. 1757, S. 40.

76. Ebenda S. 229.

77. Foliorum in plantis historia, Lips. 1740, S. 11.

78. Philosophia botanica, Halae 1809, S. 97.

79. Theorie von der Generation, Berlin 1764, S. 148.

80. Ebenda S. 229. In dem Sonnenblumen- und Gräserbeispiel handelt es sich natürlich nicht um Kelche im eigentlichen Sinn, sondern um Involukralbildungen.

81. Ebenda S. 232.

82. Siehe Kapitel Goethes Botanik in: GÜNTHER SCHMID, Goethe und die Naturwissenschaften, Halle 1940.

83. Geschichte der Botanik in Jena, Leipzig 1859, S. 35.

84. Vgl. W. TROLL, Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte, Berlin 1928, S. 71. Das Beispiel des *Helleborus foetidus* stammt übrigens ursprünglich

von GOETHE selbst, vgl. Botanischer Vortrag 8. April 1807 in Weim. Ausg. II. 12, S. 166. VOIGT hat aus persönlichen Gesprächen mit GOETHE das Beispiel übernommen und abgebildet in F. S. VOIGT, Grundzüge einer Naturgeschichte, Frankfurt/Main 1807, Tafel III, zu Seite 435.

85. JOH. FRIEDRICH BLUMENBACH, Handbuch der Naturgeschichte, Göttingen 1803, S. 488, 489. — H. F. LINK, Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Göttingen 1807, S. 209.

86. Anatome plantarum, London 1675, S. 8.

87. Philosophia botanica, Halae 1809, S. 97.

88. Ebenda S. 44.

89. 2. Ausgabe der Theoria generationis, Berlin 1764, S. 230.

90. Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanze, Halle 1787, S 162.

91. Historia stirpium, Basel 1542, Explicatio S. (4), vgl. auch S. (1).

92. De plantis, Florenz 1583, S 15.

93. Rariorum plant. hist., S. 152.

94. Opuscula Botanico-phys. Coburg 1747, S. 37

95. Anatome plantarum. London 1675, S 49

96. Ebenda S. 48.

97. Ebenda S 50.

98 Institut. Hist.-phys., Lips 1757, S. 45.

99 Philosophia botanica, Halae 1809, S 116

100 Ebenda S. 140.

101. Theoria generationis, II Ausg, Berlin 1764, S. 230.

102. Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanze, Halle 1787, S. 143

103. Ebenda S 144

104. Ebenda S 149

105. Flora 1836, S. 513 Gleichzeitig in der Dissertation von E. A. BARTH, Tübingen 1836, mit dem gleichen Titel und Wortlaut wie bei MOHL

105a. In der Vorrede zu· Preußens Pflanzengattungen, Königsberg 1839

106 Rariorum plantarum historia, Antwerpen 1601, S. 206.

107. Ebenda S 300.

108. Ebenda S. XXV

109. Ebenda S. XXVI.

110. Anatome plantarum, London 1675, S. 55 f

111 Ebenda S 50.

112. Ebenda S 57.

113. Ebenda S. 44.

114 Zitiert M. E ROZE, Bulletin de la société botanique 42, II Paris 1895, S. 222.

115. Institut. Hist.-phys. Lips. 1757, S 48.

116. Ebenda S 254.

117 Philosophia botanica, Halae 1809, S. 99

117a. Indes gibt es diese Bezeichnung (Carpell) erst seit M F. DUNAL in dessen Monographie de la famille des Anonacées, Paris 1817, S. 13

118. 2 Ausgabe der Theoria generationis, Berlin 1764, S. 232.

119. Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanze. Halle 1787, S 135.

119a. A. DE ST.-HILAIRE, Deuxième mémoire sur les Résédacées, Montpellier 1837, S. 5.

119b. An der in Anm. 105a angegebenen Stelle.

120. THEOPHRAST nennt, wie sein Lehrer ARISTOTELES, den Thymian einen Honigspender. „Aus ihm saugt die Biene Honig. Daran sollen die Bienenwirte erkennen, ob es ein gutes Honigjahr gibt oder nicht; wenn das Thymon recht schön aufblüht, so soll es guten und reichlichen Honig geben." Naturgeschichte der Gewächse, übersetzt von C. SPRENGEL, 1822, S. 218. Nach den Griechen haben sich römische Schriftsteller in gleicher Weise mit den Nektar absondernden Pflanzen befaßt. Genannt seien nur VIRGIL, COLUMNA und PLINIUS SECUNDUS. VIRGIL nannte den Honig poetisch Nektar. Georgica Lib. IV. 163: „... aliae purissima mella stipant et liquido distendunt Nektare cellas". LINNÉ übernahm den Ausdruck und prägte das Wort Nektarium. PLINIUS berichtet sehr oft in seiner Naturgeschichte vom Blütenhonig. An einer Stelle heißt es, der Honig des *Rhododendron* sei giftig und Wahnsinn erregend. Hist. nat. Lib. II. Cap. 8, 14, 15 und 16. Lib. XXI Cap. 12 und 13.

121. Purgantium aliarumque herbarium historia Lib. IV. S. 317

122. Rariorum plantarum historia, Antwerpen 1601, S. 128.

123. Anatome plantarum, London 1675, S. 47. Beim Schwarzkümmel macht er auf „sonderbar gestaltete Blätter" innerhalb der Krone aufmerksam. Ebenda S. 46.

124. Institutiones rei herbarei, Paris 1700.

125. Discours sur la structure des fleurs, Leiden 1718.

126. Anthologia, Patavii 1720, S. 37—50.

127. Nectaria florum, Upsala 1762, Dissertation des BIRGER M. HALL, aufgenommen in Amoenitat. Acad. Bd. 6, S. 263—278.

128. Fundamenta botanica, Halae 1747, S. 13.

129. Philosophia botanica, Halae 1809, S. 98.

130. Ebenda S. 131.

131. Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanze, Halle 1787, S. 171. Offenbar sind Fritillaria-Arten gemeint.

132. Ebenda S. 250.

133 Archiv für Naturgeschichte II. Bd., Berlin 1842, S. 128.

Literatur.

1. ALBERTUS MAGNUS, De Vegetabilibus. Im Druck erschienen 1517. — 2. A. J. G. K. BATSCH, Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanzen. Halle 1787. — 3. Ders., Botanische Unterhaltungen für Naturfreunde. Jena 1793. — 4. G. W. BISCHOFF, Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. Nürnberg 1833. — 5. J. F. BLUMENBACH, Handbuch der Naturgeschichte. Göttingen 1803. — 5a. O. BRUNFELS, Herbarum vivae eicones (etc). Argentorati 1530, 1532, 1536. — 6. A. CAESALPINUS, De plantis, Lib. XVI. Florenz 1583. — 7. L. ČELAKOVSKÝ, LINNÉs Anteil an der Lehre von der Metamorphose der Pflanze. Leipzig 1885. — 8. C. CLUSIUS, Rariorum plantarum historia. Antwerpen 1601. — 9. W. CRUSE, De Asparagi officinalis L. germinatione. Regiomonti 1828. — 9a. Ders., Über den Blütenbau der Gramineen Linnaea, 5. Bd. Berlin 1830. S. 290—335. — 10. R. DODONAEUS (DODOENS), Stirpium historiae pemptades. Antwerpen 1583. — 11. Ders., Purgantium aliarumque (etc.) herbarum historiae, libri IV. Antwerpen 1574. — 11a. M. DUNAL, Monographie de

la famille des Anonacées. Paris 1817. — 12. L. FUCHS, Historium stirpium. Basel 1542. — 13. K. GOEBEL, Organographie der Pflanzen. Jena 1928—1933. — 13a. Ders., Wilhelm Hofmeister, Arbeit und Leben eines Botanikers des 19. Jahrhunderts. Leipzig 1924. — 14. J. W. V. GOETHE, Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha 1790. — 15. Ders., Werke Weimarer Ausgabe. — 16. Ders., Zur Naturwissenschaft überhaupt, besonders zur Morphologie I. 1. Heft. Stuttgart und Tübingen 1817. — 17. N. HIGHMORE, The History of Generation. London 1651. — 18. F. W. P. HUNGER, Charles de l'Escluse. s'Gravenhage 1927. — 19. J. JUNGIUS, Opuscula Botanico-phys. Coburg 1747. — 20. H. F. LINK, Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen 1807. — 21. Ders., Archiv für Naturgeschichte **2**, Berlin 1842. — 22. C. V. LINNÉ, Philosophia botanica. Halae 1809. — 23. Ders., Amoenitat. Acad. **6**. — 24. Ders., Fundamenta botanica. Halae 1747. — 24. Ders., Systema naturae. Leiden 1735. 26. CHR. G. LUDWIG, Institut. Hist.-phys. Lips. 1757 — 27. M. MALPIGHI, Anatome plantarum. **1**, London 1675. **2**, London 1679. — 27a. V. E. V. MERCKLIN, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846. — 27b. E. MEYER, Preußens Pflanzengattungen, nach Familien geordnet. Königsberg 1839. — 28. H. V. MOHL, Beobachtungen über die Umwandlung von Antheren in Carpelle. Flora 19. Jg., **2** (Regensburg 1836) S. 513 ff. — 29. A. W. PLAZ, Foliorum in plantis historia. Lips. 1740. — 30. PLINIUS (secundus), Georgica Lib. IV. — 31. Ders, Hist nat. Lib XI, XXI. — 32. G. PONTEDERA, Anthologia, Patavii 1720. — 33. M. E. ROZE, Bulletin de la societé botanique. II. Paris 1895. — 34. J. SACHS, Geschichte der Botanik. München 1875. — 34a. A. DE SAINT-HILAIRE, Deuxième mémoire sur les Résédacées. Montpellier 1837. — 35 K. SCHIMPER, Gedichte Mannheim 1847. — 36. M. SCHLEIDEN, Geschichte der Botanik in Jena. Leipzig 1859. — 37. G. SCHMID, Goethe und die Naturwissenschaften. Eine Bibliographie. Halle 1940. — 38. J. F. SCHOUW, Naturschilderungen. Kiel 1840. — 39. J. SCHUSTER, Jungius' Botanik als Verdienst und Schicksal in: Festschrift der Hamburgischen Universität anläßlich ihres 10jährigen Bestehens. S. 27 ff. Hamburg 1929. — 40. R. STRÖMBERG, Theophrastea. Studien zur botanischen Begriffsbildung. Göteborg 1937. — 41. THEOPHRAST, Causae plantarum. — 42. Ders., Naturgeschichte der Gewächse, übersetzt von C. Sprengel, 1822 — 43. W. TROLL, Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. 1. Teil Berlin 1937. — 44. Ders., GOETHEs Morphologische Schriften. Jena. — 45. Ders., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928. — 46. Ders., „Der Biologe". Heft 2. 1939. — 47. J. P. TOURNEFORT, Institutiones Rei herbarii. Paris 1700 — 48. F. S. VOIGT, Grundzüge einer Naturgeschichte. Frankfurt/Main 1807. — 48a. Ders., Handbuch der praktischen Botanik Jena 1850. — 49. S. VAILLANT, Discoure sur la structure des fleurs. Leiden 1718. — 50. C. F. WOLFF, Theoria generationis, Halae 1759. 2. Ausgabe: Theorie von der Generation. Berlin 1764. — 51. Ders., Novi comment, Acad. Petropol. XII. 1766—1767. — 52. A. WIGAND, Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanze. Leipzig 1846.

(Aus den Botanischen Anstalten der Universität Breslau*))

Der Bau der Sproßvegetationspunkte von Honckenya peploides, Silene maritima, Dianthus caryophyllus und Clematis paniculata

Von Vinzenz Schnabel

Mit 28 Figuren im Text

Inhaltsübersicht

Kap. I. Einleitung

Die vorliegende Arbeit setzt die in den letzten Jahren im Breslauer Botanischen Institut durchgeführten Studien über den Aufbau

*) D 2.

der Sproß-Vegetationspunkte aus Tunica und Corpus fort. Zur Wahl meines Ausgangsobjektes bestimmten mich einige Angaben in der Arbeit von HERRIG: „Beiträge zur Kenntnis der Blattentwicklung einiger phanerogamer Pflanzen". Vor den meisten älteren Untersuchungen zeichnet sich HERRIGS Arbeit dadurch aus, daß er sich der modernen Mikrotomtechnik bedient, sich auf die Auswertung zahlreicher, offenbar sorgfältig geschnittener Serien stützt und sein besonderes Augenmerk auf die Beteiligung der periklinen Zellschichten des Scheitels an der Bildung des Blatthöckers richtet, weil die Kenntnis dieser Verhältnisse für die Theorie der Periklinalchimären wichtig sei (1915, S. 328). So haben seine Ergebnisse auch stets die gebührende Beachtung gefunden. Freilich steht HERRIG noch völlig im Banne der HANSTEINschen Histogentheorie und ist daher in seinen Deutungen z. T. ein Opfer der unklaren Begriffe Periblem und Plerom geworden, die zur eindeutigen Beschreibung der Initialzone des Vegetationspunktes gänzlich ungeeignet sind. Das zeigt sich z. B. ganz eindringlich für die von ihm studierte *Honckenya peploides*. Versucht man, aus HERRIGS Angaben abzuleiten, wieviel Tunicaschichten im Vegetationspunkt dieser Pflanze vorhanden sind, so kommt man zu ganz widersprechenden Ergebnissen je nachdem, ob man seinen Text oder die dazu gehörige Abbildung zugrunde legt. Im Text heißt es: „Unter der einschichtigen Epidermis (Fig. 24) liegen zwei Schichten Periblem, die sich deutlich vom Plerom abheben. B e i d e Periblemkappen sind zunächst einschichtig und wachsen durch Einschieben a n t i k l i n e r Wände unabhängig voneinander." (1915, S. 346. Sperrungen von mir!) Das würde bedeuten, daß im ganzen (mit dem „Dermatogen") drei Stockwerke übereinanderliegender Initialen mit rein antikliner Teilung, also drei Tunicaschichten, vorhanden sind. Legt man aber die zu diesem Text gehörige Fig. 24 (auch abgedruckt in GOEBEL: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Bd. III, S. 1513) zugrunde, so findet man in der Initialregion seiner „äußeren Periblemschicht" eine unzweideutige p e r i k l i n e Teilung dargestellt! Wenn diese Abbildung wirklich den t y p i s c h e n Befund in m e d i a n e n Schnitten wiedergibt, so würde das bedeuten, daß nur e i n e wirkliche Tunicaschicht (das „Dermatogen") angenommen werden darf; die darunter gelegenen periklin geteilten Zellen müßten dann Corpusinitialen sein. Dieses Beispiel zeigt wieder einmal aufs eindringlichste, daß die HANSTEINschen Begriffe Periblem und Plerom zu einer eindeutigen Beschreibung des Aufbaues der Sproßinitialregion völlig ungeeignet sind. Hätte HERRIG schon die klaren Begriffe

Tunica und Corpus gekannt, so hätte dieser sorgfältige Forscher den Widerspruch zwischen Text und Zeichnung sicher nicht übersehen.

Wie die Verhältnisse bei *Honckenya* nun wirklich liegen, war unter diesen Umständen nur durch eine sorgfältige Neuuntersuchung zu ermitteln. Im Anschluß daran studierte ich die Vegetationspunkte einiger weiterer Caryophyllaceen: *Silene maritima* und *Dianthus caryophyllus*; ferner, um auch ein Vergleichsobjekt aus einem anderen Verwandtschaftskreis durch eigene Untersuchung kennen zu lernen, eine *Clematis*-Art: *Cl. paniculata*, da von Ranunculaceen noch keine neueren Angaben vorliegen. Schließlich habe ich versucht, für den Plastochron-Formwechsel eine graphische Darstellung zu finden, so daß sein Verlauf für jede Art durch eine charakteristische Kurve wiedergegeben werden und mit dem Verlauf bei anderen Arten bequem und übersichtlich verglichen werden kann.

Kap. II. Material und Methodik

Die Knospen von *Silene*, *Dianthus* und *Clematis* sammelte ich im April und im August 1938, also vor und nach der Blütezeit, von den in großer Menge zur Verfügung stehenden Pflanzen des botanischen Gartens zu Breslau. Auf eine künstliche Markierung der Knospen konnte ich verzichten, da ich ausschließlich Pflanzen mit dekussierter Blattstellung verwandte, die es erlauben, die Orientierung auf dem Mikrotom nach den älteren Blattern vorzunehmen. Gewisse Schwierigkeiten ergaben sich besonders bei *Silene* dann, wenn die Knospen von nicht genau senkrecht stehenden Pflanzen genommen waren. Die Spitze strebt dann lotrecht nach oben, und es ergibt sich eine leichte Krümmung der jungen Achse, wodurch die Gewinnung von Medianschnitten erschwert wird. Man darf also solche Knospen nicht mit einsammeln. Außerdem war es wichtig, beim Präparieren sehr vorsichtig zu arbeiten und eine Verschiebung der Blätter durch Druck unter allen Umständen zu vermeiden, da sonst eine genaue Orientierung wiederum unmöglich gemacht wurde (vgl von SCHALSCHA, 1940). — Die *Honckenya*pflanzen sandten mir Herr Garteninspektor Wilsch aus Greifswald und Herr Lehrer Krause aus Kolberg, denen ich auch an dieser Stelle danken möchte. Die abgeschnittenen Triebe setzte ich in mit Wasser gefüllte enge Glasröhrchen und ließ sie einige Tage stehen, bis sie sich geotropisch völlig gerade gestreckt hatten. Auf Grund einer Bemerkung bei HERRIG (1915, S. 345), der Achselsprosse, die nach der Blütezeit, Ende Juni, entstanden waren, für die Untersuchung am geeignetsten fand, fixierte ich ebenfalls nach der Blütezeit die Spitzen der oberirdischen Haupt- und Seitentriebe gesondert, fand aber keinen Unterschied.

Die Fixierung aller Objekte erfolgte wie bei KORODY, KLIEM, HARTEL u. a. mit der Juelschen Zinkchloridlösung, die mit 70% Alkohol angesetzt wurde. Das Paraffin, das ich zur Einbettung verwandte, hatte einen Schmelzpunkt von ca. 52°. In allen Fällen setzte ich dem Paraffin in geringer Menge Wachs zu, das die einzelnen Schnitte der Serien fester verkleben läßt, und überhitztes Pa-

raffin, das eine zu starke Stauchung der Schnitte verhindert. Zum Schneiden der Objekte benutzte ich ein Minotsches Kurbelmikrotom. Die Schnittstärke betrug bei *Honckenya* 7 µ und 5 µ, bei *Silene* 5 µ und 4 µ, bei *Dianthus* 5 µ, bei *Clematis* 8 µ. Die Färbung der Schnitte erfolgte mit Tannin-Eisenchlorid nach KOCH (1896, S. 66, vgl. auch KORODY, KLIEM, HÄRTEL u. a.). Gute Ergebnisse erhielt ich für bestimmte Zwecke mit der Jodgrün-Fuchsin-Färbung, die auch VON SCHALSCHA (1940) anwandte.

Die Zeichnungen wurden mit einem Edingerschen Zeichenapparat entworfen und die Einzelheiten genau nach der mikroskopischen Beobachtung eingetragen. Um ein zu schnelles Ausbleichen der mit Jodgrün-Fuchsin gefärbten Präparate durch die starke Bestrahlung zu verhindern, schaltete ich zwischen Lampe und Präparat ein Gelbfilter ein. Zur sicheren Bestimmung des Medianschnittes wurden bei jeder Serie die Umrisse aller Schnitte der Medianregion in 600facher Vergrößerung gezeichnet, aus deren Vergleich sich dann der Medianschnitt unmittelbar ergab.

Kap. III. Honckenya peploides

A. Gestalt und Formwechsel des Vegetationspunktes

Der Vegetatiospunkt von *Honckenya peploides*, dessen Umrisse im medianen Längsschnitt Fig. 1 zeigt, stellt einen stumpfen Kegel

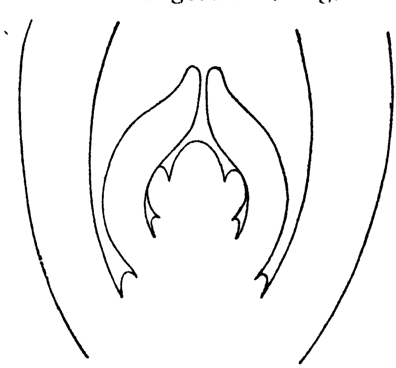


Fig. 1

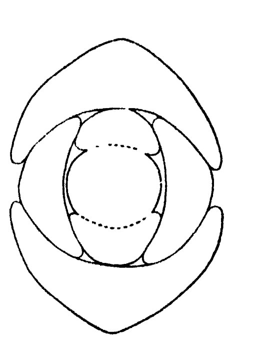


Fig. 2

Fig. 1. *Honckenya.* Längsschnitt (80 ×). (Die Vorwölbungen in den Blattwinkeln sind keine Achselknospen, sondern die Ansätze der in der Alternanzebene ausgegliederten Blattpaare)

Fig. 2. *Honckenya.* Knospen-Querschnitt. (80 ×)

dar, dessen Scheitelregion verhältnismäßig breit ist. Beim Querschnittbild in Fig. 2 fällt uns die vom Kreis nur wenig abweichende, elliptische Form auf, die nur selten geringe Abänderungen erfährt. Die etwas größere Achse der Ellipse liegt dabei stets in der Ebene, in der das nächste Blattpaar ausgegliedert wird.

Bestimmend für Gestalt und Form des VP. ist die Höhe, in der die Blattprimordien angelegt werden. Bei *Honckenya* sind die jüng-

sten Blätter etwas über der Mitte des hochaufgeschossenen Kegels inseriert (vgl. Fig. 3, oberster Kegel!). Der Formwechsel kann hier also im Laufe eines Plastochrons keine so wesentliche Umgestaltung des Kegels bedingen, wie dies etwa bei *Syringa* der Fall ist, wo Schmidt den freien Scheitelteil bei fünf von den sieben abgebildeten Plastochronstadien durch fast gerade Linien darstellt, während er für die beiden letzten Stadien eine nicht unerhebliche Aufwölbung

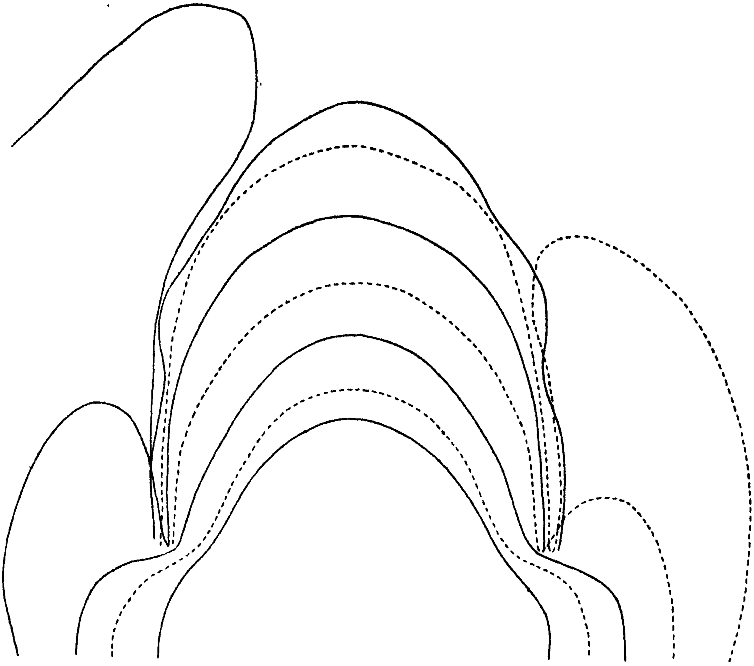


Fig. 3. *Honckenya*. Aufeinanderfolgende Stadien eines Doppelplastochrons. Vgl. Text. (300 ×)

der Kegelfläche durch bogenförmige Linienführung wiedergibt (1924, S. 366).

Um eine möglichst klare Vorstellung von der Kegelentwicklung in den verschiedenen Phasen eines Plastochrons zu vermitteln, habe ich in Fig. 3 die Längsschnittbilder von Kegeln in fortschreitenden Entwicklungsstufen übereinander gezeichnet, wobei als Bezugslinie die Verbindungslinie der Blattachseln gewählt wurde. Während die jüngsten Kegel bis etwa in die Mitte des Blattprimordiums beiderseits ausgezeichnet wurden, sind in den Stadien, deren Blatthöcker über die Achsellinie emporragen, abwechselnd der linke und der rechte weggelassen worden, damit nicht durch allzuviele sich schneidende Linien die Übersichtlichkeit leidet. Wir erhalten durch

diese Art der Darstellung einen besseren Überblick über den Formwechsel des Kegels und über die Ausmaße der Blattentwicklung im gleichen Zeitabschnitt, als durch die bloße Nebeneinanderstellung der einzelnen Kegelabbildungen. Auf die Zusammenstellung der Maßwerte in Tabellenform glaube ich darum verzichten und mich mit folgenden Angaben begnügen zu können: Der jüngste Kegel zeigt eine Höhe von 56 μ und eine Breite von 125 μ, während der größte 185 μ hoch und 175 μ breit ist. Wir erhalten also einen Höhenzuwachs des Kegels von 129 μ und einen Breitenzuwachs von 50 μ. (Vgl. auch Fig. 28 und Kap. VII.) Diese Zahlen beziehen sich natürlich auf ein *Doppel*plastochron. Denn zwischen der Ausgliederung zweier in der Schnittebene liegenden Paare von Blattprimordien ist ja das in der dazu senkrechten Ebene liegende Blattpaar eingeschaltet. (Vgl. dazu die Ausführungen bei Zimmermann, 1928, S. 301 ff.)

B. Die Bildungselemente des Vegetationspunktes

Als Bildungselemente bezeichne ich mit Korody (1937, S. 37 f.) die Tunicaschichten und das Corpus. Diese, d. h. jede Tunicaschicht und das Corpus, wachsen mit eigenen Initialen. Die Corpusinitialen, das unterste Stockwerk der Initialen, teilen sich antiklin, periklin oder auch schräg. Infolge der wiederholten periklinen Teilungen werden ihre nach innen zu gelegenen Deszendenten in das Kegelinnere hineinbefördert. Alle unterhalb der Corpusinitialen gelegenen Zellen sind demnach Abkömmlinge dieser Corpusinitialen und dürfen daher — wenn man Unklarheiten vermeiden will — nicht selber als „Initialen“ bezeichnet werden. (Vgl. Kliem, S. 308.)

Als ich meine Beobachtungen an *Honckenya*kegeln begann, schien es zuerst so, als ob ich die Angaben des Herrigschen Textes bestätigen könnte. Es zeigten sich immer wieder drei saubere Zelllagen an der Spitze, öfter sogar noch mehr. Bald aber häuften sich die Fälle, in denen auch die Initialen der dritten Lage periklin aufgespalten waren. Von 110 Serien wiesen 20% im Medianschnitt perikline Teilungen im dritten Initialstockwerk auf, während ich bei 80% drei und mehr unaufgespaltene Zellagen feststellen konnte. Da der Kegel von *Honckenya* recht breit ist (die Verbindungslinie zwischen den Achseln der jüngsten Blätter ist immer länger als 125 μ), hielt ich es für notwendig, außer dem Medianschnitt auch seine Nachbarschnitte, zwei nach rechts und zwei nach links, auszuwerten, um sicher zu sein, das ganze Initialfeld zu erfassen. Da-

bei wurde der Hundertsatz der Kegel mit periklinen Aufteilungen im dritten Initialstockwerk noch größer, nämlich rund 29%. Da nach unserer Definition die Initialen, die öfter perikline Aufspaltungen erfahren, Corpusinitialen sein müssen, ergibt sich, daß *Honckenya* nur zwei Tunicaschichten hat.

Das steht also im Widerspruch sowohl zu Herrigs Text, nach dem man drei Tunicaschichten annehmen müßte, als auch zu seiner Abbildung 24, nach der nur eine solche vorhanden sein könnte. Was zunächst seine Abbildung anbelangt, so habe ich ein ähnliches Zellnetz nur ein einziges Mal unter 110 Serien angetroffen, also in weniger als 1% der Kegel. Es handelt sich also offensichtlich um einen seltenen Ausnahmefall, den ich als Anomalie ansehe, wie sie auch anderwärts gelegentlich zu beobachten ist. Solche nur gelegentlichen Aufspaltungen von Tunicazellen im Initialfeld führen z. B. bei *Crataegomespilus Dardari* (mit zwei äußeren *Mespilus*-Schichten) dazu, daß Rückschläge zur Außenkomponente erfolgen, wie man sie an jedem älteren Exemplar dieser Periklinalchimäre beobachten kann. Und doch wird niemand daran zweifeln, daß die *Crataegomespili* eine zweite Tunicaschicht besitzen; denn sonst wäre ja eine wuchsbeständige diplochlamyde Chimäre überhaupt nicht möglich!

Wie steht es nun mit den in Herrigs Text beschriebenen „zwei scharf vom Dermatogen und unter sich gesonderten Schichten", von denen er sagt: „Ihre Grenze gegen das Plerom läßt sich bis hinter die ersten Blattanlagen verfolgen"? Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Außenlage des Corpus sich oft verhältnismäßig gut vom inneren Corpusgewebe abhebt. Das beruht darauf, daß ihre Zellen erstens der sauberen Tunicagrenze anliegen und zweitens sich in bestimmten Stadien ebenfalls vorwiegend antiklin teilen. Schmidt und Zimmermann sprechen dann von einer „Corpusschicht"; ein Ausdruck, der inzwischen durch den treffenderen „Außenlage des Corpus" oder einfach „Corpuslage" ersetzt wurde, um den Begriff „Schicht" auf die Tunica zu beschränken und so Verwechslungen zu vermeiden. (Vgl. Kliem, 1937, S. 308.) Solche Lagen können in Ein- und Mehrzahl auftreten und die Bestimmung der Anzahl der Tunicaschichten erschweren[1]). Diese Corpusaußenlage zeigt bei

[1]) Daher ist es grundsätzlich nicht möglich, die Zahl der Tunicaschichten aus wenigen Schnitten oder gar nur einem einzigen abzuleiten. Dazu ist der Vergleich einer größeren Zahl von Medianschnitten, die alle Phasen des Plastochrons erfassen müssen, unerläßlich!

Honckenya tatsächlich oft eine verhältnismäßig scharfe Begrenzung, aber gerade deshalb, weil sie an der glockenartigen Innenwand der Tunicaschichten eine starke Ausrichtung erhält[1]) (vgl. Fig. 4 u. 5).

Fig. 4 zeigt einen Kegel, dessen drittes Initialstockwerk fast ganz periklin aufgespalten ist[2]). Wenn auch die unaufgespaltenen Tochterzellen noch perikline Wände einziehen würden, sähen wir vier Lagen am Scheitel. In derselben Figur befindet sich links vom Corpusinitialfeld eine Zelle, die zwei antikline Teilungen enthält. An sie schließen sich Zellkomplexe an, die eine fast durchgehende perikline Aufspaltung erfahren haben. Vielleicht, sogar wahrscheinlich hängt diese Art der Aufspaltung mit den Vorgängen in der Alternanzebene zusammen[3]), in der der junge Blatthöcker schon

[1]) Um festzustellen, wie weit rein mechanische Ursachen für die Bildung von Zellagen bestimmend sein können, habe ich versucht, einen künstlichen Kegel aus kleinen Plastilinkugeln aufzubauen. Mit Hilfe eines Pillenbrettes, das mir Herr Apotheker Dr. Hoffmann in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte, fertigte ich eine große Zahl weißer Plastilinkügelchen von etwa 3 mm Durchmesser an. Nachdem ich sie mit blauem Lack überzogen hatte, brachte ich sie in ein dickwandiges Sammelglas mit rundem Boden von ca. 3 cm Durchmesser und erwärmte sie im Thermostaten bis zu 60° C. Dann preßte ich die Kugeln zusammen, so daß sie zu Polyedern abgeplattet wurden Die Lackschicht bewirkte einerseits, daß die Individualität der einzelnen Plastilinklümpchen erhalten blieb und ließ andererseits die Polyeder miteinander verkleben. Um nun den „Kegel" bequem und unversehrt zu erhalten, zerschlug ich das Glas und hatte einen Körper vor mir, der gewissen Stadien des Vegetationskegels von *Honckenya* in seiner Form durchaus vergleichbar war Stellte ich nun Längsschnitte her, so zeigte sich, daß die Grenzen der früheren Plastilinkugeln wirklich das Bild eines Zellnetzes boten, das große Ähnlichkeit mit dem des Corpus hat. Die Außenschicht (Corpuslage), war regelmäßig angeordnet, wie es zu erwarten war. Manchmal traten auch zwei ziemlich regelmäßige Lagen auf. — Aus dem Modellversuch darf man den Schluß ziehen, daß für die Anordnung der Außenlage des Corpus schon rein mechanische Faktoren eine entscheidende Rolle spielen können.

[2]) Um die verschiedenen Bildungsgewebe in den Figuren deutlicher hervortreten zu lassen, habe ich nur im Corpusgewebe durch verschiedene Strichstärken das verschiedene Alter der Zellwände angedeutet, das sich im Präparat durch mehr oder weniger starke Annahme der Farbsubstanzen geltend macht. Ich bin dabei allerdings insofern etwas schematisch verfahren, als ich nur zwei Stärken angewandt habe und der Unterschied meist nicht so auffallend war, wie in den Zeichnungen.

Dies gilt für alle die Figuren, in denen ganze Kegel dargestellt sind.

[3]) Ein Ausdruck, den Buder vorgeschlagen hat, um bei Objekten mit dekussierter Blattstellung bequem von den Blättern usw. sprechen zu können, die in der zur Schnittrichtung senkrechten Ebene ausgegliedert werden, so daß sie vor und hinter die Schnittebene zu liegen kommen.

eine beachtliche Ausdehnung gewonnen hat. Als sicher müssen wir dies annehmen für die periklin geteilten Zellen, die wir rechts und links in der zweiten Schicht sehen.

Fig. 5 bringt einen Kegel, in dessen Initialfeld die angekreuzten Zellen im Corpus zweifellos aus einer Zelle hervorgegangen sind. Wir können die Konfiguration der Zellen auf eine ähnliche Situation zurückführen, wie wir sie in Fig. 4 im dritten Initialstock-

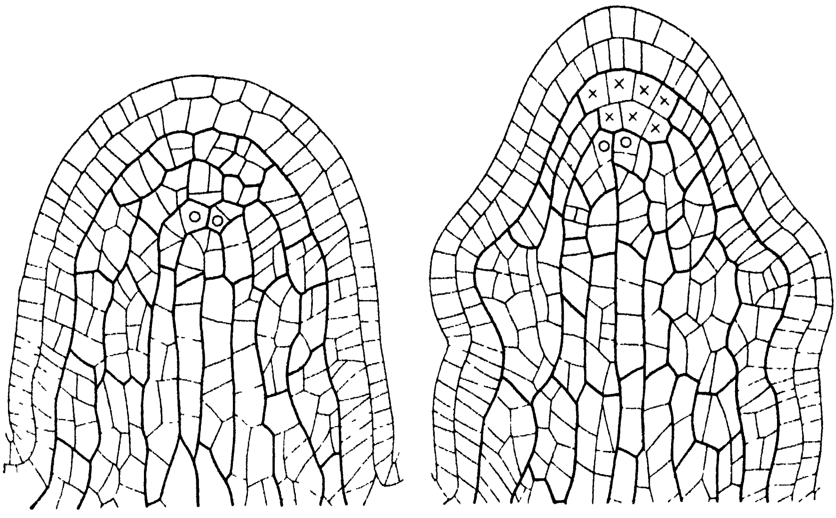


Fig. 4 Fig. 5

Fig. 4. *Honckenya.* Perikline Aufspaltung in den Initialen des dritten Stockwerkes. Der Befund zeigt, daß nur zwei Tunicaschichten vorhanden sind. (300 ×)

Fig. 5. *Honckenya.* Aus der periklin aufgespaltenen Gruppe der Corpusinitialen haben sich zwei saubere Zellagen entwickelt (mit × bezeichnet). Darunter die Mutterzellen des Markes. (300 ×)

werk vor uns hatten. Die Ursprungszelle hat zunächst eine perikline Teilung durchgemacht, auf die in der oberen Tochterzelle bald eine antikline folgte. Als diese drei Abkömmlinge herangewachsen waren, wurden in den beiden oberen je eine, in dem unteren zwei antikline Wände eingezogen. Die Folge ist nun, daß am Scheitel des Kegels im ganzen vier Lagen in Erscheinung treten. Sie lassen sich auf beiden Seiten auch noch ein Stück weiter abwärts verfolgen. Dabei fällt auf, daß die innere Grenze der dritten Lage auf der rechten Seite bis weit hinter den Blatthöcker ungestört verläuft. Auf der linken Seite ist es aber anders. Dort hört der tiefer gefärbte Wandzug zwischen der dritten und der vierten Lage unver-

mittelt oberhalb des Blatthöckers auf. Dagegen kann man hier die innere Grenze der vierten Lage bis weit nach unten hin verfolgen. Die Züge genetisch zusammenhängender Zellen, soweit man sie aus Wandfärbungen erschließen kann, sind auf der rechten und auf der linken Seite durchaus verschieden, wie das im Corpus ja so oft zu beobachten ist. Die Konfigurationen im einzelnen zu besprechen erscheint unnötig, da die Figuren ja zeigen, welche Variationen eintreten können.

Obgleich innerhalb der Corpuszellen antikline und perikline Teilungen auftreten, bemerken wir in der Scheitelregion des *Honckenya*kegels oft eine sehr gleichmäßige Anordnung der Zelllagen. So ist es nicht selten möglich, es durch ganz geringe Schematisierung zu erreichen, daß man je nach der Stärke des Kegels fünf oder auch sechs Kreise um einen Mittelpunkt schlagen kann, die die Lagengrenzen fast genau wiedergeben. Der Kreismittelpunkt befindet sich dabei meist in einer der ersten Markmutterzellen. Als solche sind in Fig. 4 und 5 die mit ○ bezeichneten Zellen anzusprechen, obwohl sie fast immer noch die gleichen meristematischen Eigenschaften haben wie die über und neben ihnen liegenden Zellen. Ihre nach unten abgegebenen Derivate zeigen jedoch schon eine deutliche Differenzierung. Sie bilden in der Achse des Kegels anfangs kürzere Zellketten, die sich vorwiegend durch annähernd horizontale Wände teilen und dadurch bald lange Züge erkennen lassen, die sich durch Wandstärke und Plasmadifferenzierung von ihrer Umgebung abheben. Im allgemeinen treten schon früh zwei solcher Markzellenreihen hervor, an die sich nach beiden Seiten je eine weitere schließt, deren Differenzierung noch nicht so weit fortgeschritten ist. Nach außen folgen dann vollmeristematische Zellgruppen. Die Markzellen sind also auch hier — wie gewöhnlich (vgl. z. B. Korody, 1936, S. 31) — die ersten, die sich aus dem Urmeristem herauszudifferenzieren beginnen.

Zusammenfassend möchte ich hervorheben, daß ich im Vegetationspunkt von *Honckenya* zwei Tunicaschichten gefunden habe, an die sich das Corpus anschließt, dessen äußere Lage oft gut ausgerichtet erscheint. Bisweilen trifft dies auch noch für eine zweite zu.

C. Die Blattanlage

Die ersten Teilungen, die das Entstehen des Blattes einleiten, finden sich in der dritten Lage. Die Entwicklung geht also vom Corpus aus. Es teilt sich zunächst eine Zelle periklin (Fig. 6 a), der

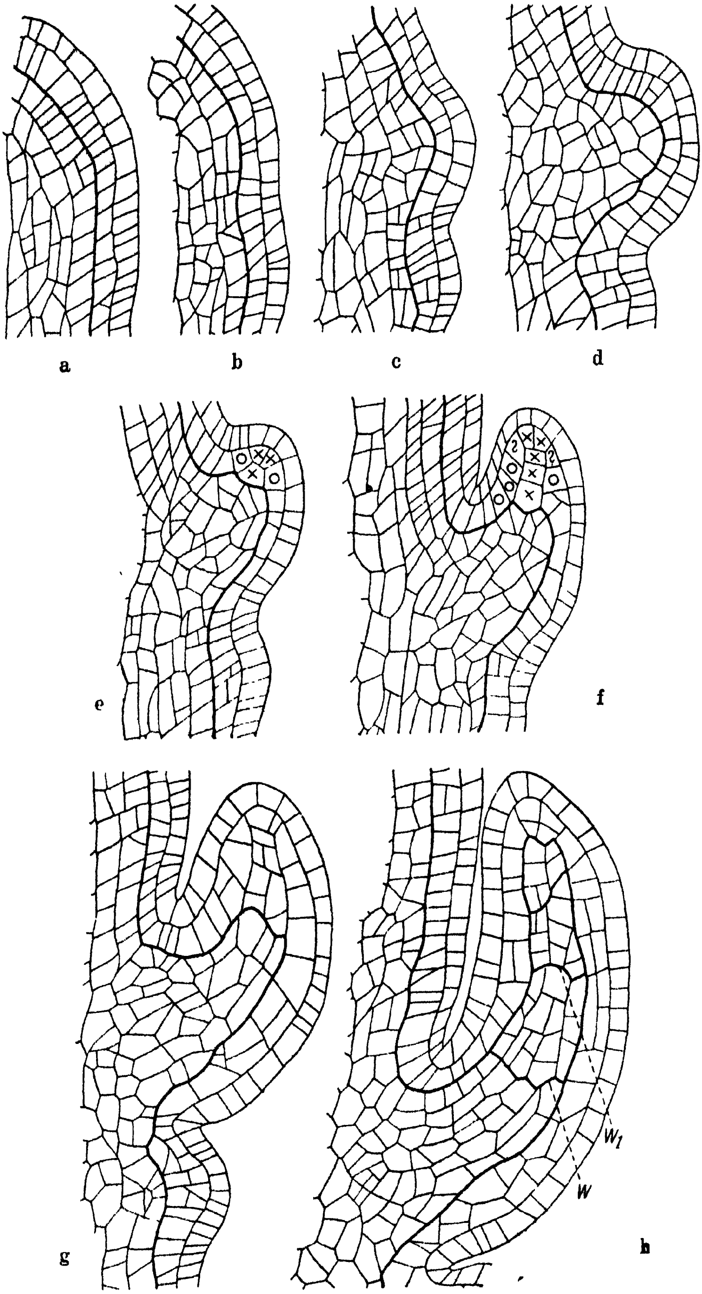


Fig. 6 a—h. *Honckenya.* Aufeinanderfolgende Stadien der Hervorwölbung des Blatthöckers. Vgl. Text. (300 ×)

andere aus ihrer Umgebung bald folgen. Offenbar gehen aber die späteren Teilungen vorzugsweise in den sich nach unten anschließenden Zellen vor sich (Fig. 6 b). Die zweite Schicht bleibt gewöhnlich zunächst unaufgespalten, gelegentlich jedoch ist auch hier schon eine einmalige perikline Teilung in einer Zelle zu beobachten. Wie aber die später folgenden Stadien erweisen, bleibt das so entstandene Zellenpaar noch längere Zeit völlig unverändert, während sich die Aufspaltungen der dritten Lage wiederholen (Fig. 6 c). Der Buckel wird hier in fast horizontaler Richtung am Kegel vorgewölbt. Betrachten wir das Zellnetz der Fig. 6 d, so erkennen wir, daß die Zellen im unteren Drittel des Höckers, die Deszendenten der dritten Lage, eine etwas veränderte Wachstumstendenz zeigen und jetzt merklich größer werden als die anderen. Dadurch wird der ganze darüberliegende Komplex ein wenig aus der Horizontalen heraus nach oben gedrängt.

Den Hauptanteil an der weiteren Ausbildung des Höckers hat aber zweifellos die jetzt einsetzende Aufspaltung der zweiten Schicht. Wir sehen in Fig. 6 d eine perikline Wand, die vermutlich kurz zuvor angelegt worden ist. (Sie könnte freilich auch schon aus einem früheren Stadium herrühren, das etwa den Fig. 6 b oder c entspricht; vgl. oben!) Jedenfalls setzen aber weitere Teilungen in der zweiten Schicht erst von jetzt ab ein. In Fig. 6 e finden wir bereits eine Zellgruppe, durch die der Höcker nach oben vorgewölbt wird. Die beiden Periklin-Derivate der einen Zelle der Fig. 6 d sind gewachsen, das äußere hat sich noch einmal antiklin geteilt. Die Nachbarzellen haben durch ± geneigte Wände die mit ○ bezeichneten Zellen geliefert. Das Stadium der Fig. 6 f zeigt bereits einen viel stärker vorgewölbten Höcker, bei dem man ohne weiteres erkennt, daß die Hauptmasse des Zuwachses von Zellen der zweiten Schicht geliefert wird. Es ist auch nicht allzu schwierig, das Zellbild der Fig. 6 f aus dem der Fig. 6 e herzuleiten. Die mit × und ○ gekennzeichneten Zellen entsprechen sich sicherlich. Nur über die Herkunft der mit ? bezeichneten Zellen könnte man vielleicht Zweifel hegen. Am wahrscheinlichsten ist es, daß sie ebenfalls Abkömmlinge der ○-Zellen der Fig. 6 e sind. Dann würde also die Spitzengruppe der beiden ×-Zellen in 6 e sich nicht mehr verändert haben. Es ist allerdings nicht ganz ausgeschlossen, daß diese beiden Zellen sich noch einmal antiklin geteilt haben und daß ihre äußeren Abkömmlinge nach links und rechts — gleichsam rückwärts — in gleitendem Wachstum an dem vorstoßenden Zapfen der

drei unteren X-Zellen vorbeigeschoben worden sind[1]). Jedenfalls unterliegt es keinem Zweifel, daß der ganze Spitzenteil des Höckers bis zur stärker gezogenen Linie von der zweiten Schicht herrührt. — Durch stärkeres Wachstum der Außenpartien ist der Höcker nun so weit, aufgerichtet worden, daß sein Spitzenteil schon beinahe der Achse des Kegels parallel läuft.

Im Präparat, das der Fig. 6g zugrunde liegt, ist die Grenze zwischen den Abkömmlingen der zweiten und dritten Zell-Schicht durch die dunklere Wandfärbung und die Anordnung der Zellen einwandfrei zu erkennen. Die Zellen oberhalb der stärkeren Linie sind aus einer ähnlichen Anordnung hervorgegangen, wie sie Fig. 6f an der entsprechenden Stelle zeigt. Der mittlere Zellzug (der X-Zellen) ist hier durch Längswände aufgespalten. Außerdem finden sich perikline Teilungen von Zellen in der zweiten Zellenlage am Rücken des Höckers.

In der Fig. 6h läßt sich die Grenze zwischen den Abkömmlingen der verschiedenen Zellschichten nicht mehr mit der gleichen Sicherheit nachweisen wie in den jüngeren Stadien. Ein innerer Zapfen ist klar zu erkennen, und durch Wandfärbung und Zellanordnung heben sich in ihm oberhalb des Wandzuges W drei Gruppen von offenbar genetisch zusammengehörigen Zellen ab, die in der Abbildung stark umrandet sind. Ganz sicher sind die unterhalb von W befindlichen Zellen Abkömmlinge des dritten Initial-Stockwerkes, also Corpusderivate. Denn der Zapfen des Corpus-Gewebes reicht ja schon in Fig. 6g fast ebenso weit. Ebenso sicher müssen die oberhalb W_1 gelegenen Zellgruppen von der zweiten Tunicaschicht herstammen. Fraglich bleibt zunächst nur die Zuordnung der Zellgruppe zwischen W und W_1. Es wäre an sich sehr wohl denkbar, daß der in die Blattbasis eintretende Zapfen von Corpuszellen sich bis W_1 vorgeschoben hat. Nach sorgfältigem Vergleich mit anderen Schnitten aus ähnlichen Entwicklungsstadien möchte ich aber eher annehmen, daß er nur bis W reicht, also nicht mehr weiter ins Blattinnere vorgedrungen ist. Dann wäre die Fig. 6h auf ein Anfangsstadium zurückzuführen, wie es die

[1]) Daß solche Verschiebungen an sich durchaus möglich sind, zeigt unter anderem recht überzeugend die Fig. 11: „Korkmosaik eines dreijährigen Adami-Zweiges" in BUDERs Studien an *Laburnum Adami* II (1911, S. 247). Damit soll aber nicht gesagt sein, daß ich sie hier für besonders wahrscheinlich halte. Außerdem ist zu bedenken, daß die Zellanordnung, aus der sich die Fig. 6f entwickelt hat, der Fig. 6e durchaus nicht in allen Einzelheiten entsprochen haben muß!

Fig. 6 f zeigt. Die dortige Spitzengruppe der beiden benachbarten ×-Zellen hätte eine perikline Teilung erfahren und aus den darunterliegenden drei ×-Zellen hätten sich die drei stark umrandeten Zellgruppen entwickelt. Der Zapfen, mit dem sich das Corpus am Aufbau des jungen Blattes beteiligt, würde dann also nur etwa bis zur Höhe der Blattachsel reichen. Gerade in diesem Entwicklungsstadium ist es sehr schwer, eine sichere Entscheidung zu fällen, wie alle Forscher erfahren haben, die sich eine ähnliche Aufgabe gestellt haben (z. B. ZIMMERMANN, 1927 und KLIEM, 1937). Nur eine sorgfältige — freilich sehr mühsame! — Analyse einer sehr großen Zahl gut gelungener Schnittserien durch die entsprechenden Entwicklungsstadien kann in solchen Fällen völlige Gewißheit geben. Viel leichter ist die Entscheidung natürlich bei solchen Chimären, wo charakteristische Inhaltsbestandteile (wie z. B. die Gerbstoffe, vgl. BUDER, 1911) oder Größe und färberisches Verhalten der Zellkerne (LANGE, 1927) usw. die Zuordnung fast jeder Einzelzelle zu einem der Chimären-Partner und damit die Abstammung von einem bestimmten Initial-Stockwerk ermöglichen.

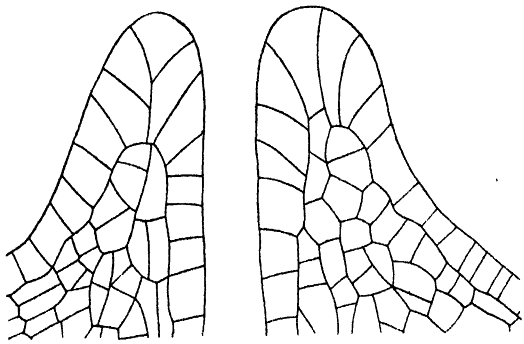


Fig. 7. *Honckenya.* Eigenartige Teilungen der Epidermiszellen an der Blattspitze. Vgl. Text (300 ×)

Über das Stadium der Fig. 6 h hinaus habe ich die Blattanlage nicht im einzelnen verfolgt, da bald infolge der Ausbildung des Procambiumstranges die Verhältnisse noch unübersichtlicher werden. Auf eine Eigentümlichkeit der Epidermis bei älteren Blattanlagen möchte ich aber doch noch hinweisen. Wenn das junge Blatt den Kegel übergipfelt hat, beginnen die Epidermiszellen an seiner Spitze sich zu strecken und gewinnen bald ein Mehrfaches ihrer ursprünglichen Größe. Es treten auch eigenartige Teilungen ein, wie sie Fig. 7 besonders an der Spitze des linken Blattes zeigt. Die gleichen Vorgänge lassen sich auch an den Blatträndern von einem bestimmten Alter an beobachten. So wird eine auffallende Zellregion herausdifferenziert, aus der sich die kleine Spitze und der sehr schmale hyaline Saum bilden, die beim fertigen Blatt zu beobachten sind. Ausgesprochen perikline Teilungen der Epidermiszellen, wie sie

RÜDIGER bei *Aloe ferox* beschreibt (1939, S. 433 f. — dort auch weitere Angaben von RENNER u. a. über ähnliche Beobachtungen —), wo von der Epidermis Zellen an das Innengewebe abgegeben werden, habe ich aber hier nicht beobachten können.

Die wenigen Daten HERRIGs (1915) über die Blattentwicklung von *Honckenya* stimmen mit meinen Ergebnissen ziemlich gut überein. Er gibt in seiner Fig. 24 Blattanlagen wieder, die etwa in der Mitte zwischen unserer Fig. 6 c und d stehen und in Fig. 25 ein Stadium, das ungefähr unserer Fig. 6 f entspricht. Auch aus seinen Bildern wird deutlich, daß die Vorwölbung der Blatthöcker durch perikline Teilungen in der zweiten und dritten Zellage bewirkt wird, die er als äußere und innere Periblemschicht bezeichnet. So reichliche Aufspaltungen, wie er sie in der zweiten Zellage des linken Höckers seiner Fig. 24 zeichnet, habe ich freilich in diesen frühen Stadien nicht beobachten können, es dürfte sich da um einen Ausnahmefall handeln. Seine Fig. 25 läßt deutlich den von der dritten Zellage in die Blattbasis vorstoßenden Höcker erkennen und die Anlage der Spitzengruppe aus der zweiten Schicht. Eine perikline Aufspaltung der zweiten Schicht u n m i t t e l b a r unter der Blattachsel habe ich niemals beobachtet und möchte auch annehmen, daß H. sein Präparat in diesem Punkte falsch gedeutet hat. Die innere der beiden Zellreihen dürfte vielmehr noch zum Gewebezapfen der dritten Lage zu rechnen sein.

D. Die Anlage des Achselsprosses

Die histologischen Verhältnisse bei der Anlage des Achselsprosses sind einfach und durchsichtig. Wie schon A. SCHMIDT (1924,

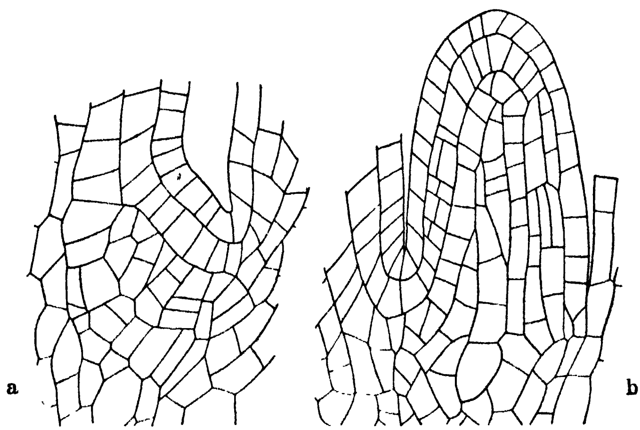


Fig. 8. *Honckenya.* a: Anlage einer Knospe in der Achsel des 3. Blattpaares. b: Vorwölbung der Knospe. Vgl. Text. (300 ×)

Fig. 21, 23, 24) festgestellt hat, ist im Zusammenhang mit der Achselsproßentwicklung häufig eine muschelartige Anordnung bestimmter Gewebepartien zu finden. Die junge Anlage aus der dritten Blattachsel in Fig. 8 a zeigt diese muschelartige Ausrichtung

der Zellwände freilich noch nicht in vollster Ausprägung, die erst etwas später erreicht wird. (Vgl. auch Fig. 15a für *Silene* und 21 für *Dianthus*.) Die Deszendenten der ersten und der zweiten Schicht haben keine periklinen Teilungen erfahren, sie werden unmittelbar vom Seitenkegel als Tunicaschichten übernommen. Die unter der zweiten Schicht liegenden Zellen liefern die Initialen des neuen Corpus. — In Fig. 8b haben wir den fertigen Vegetationspunkt eines Seitensprosses vor uns, der schon zur Blattbildung übergegangen ist. Das zeigen deutlich die Aufspaltungen in der zweiten Schicht, die wir rechts und links am Kegel erkennen können. Es handelt sich aber um Blattanlagen, die in der Transversalebene entstehen, wie dies bei den ersten Blättern an den Seitensprossen der Dikotylen allgemein zu beobachten ist. Sie liegen darum vor und hinter der Zeichenebene und sind im Medianschnitt nur an den Teilungen zu erkennen, die sich aus dem Umgreifen der Blattprimordien ergeben (vgl. auch beim Hauptkegel Fig. 4).

E. Das Schicksal von Tunica und Corpus bei der Differenzierung zu Epidermis, Rinde und Zentralzylinder

Obgleich das Hauptaugenmerk dieser Untersuchung auf die Architektonik des Urmeristems und auf den Anteil gerichtet war, den Tunica und Corpus bei der Anlage der Blatthöcker und Seitenknospen haben, will ich noch einige Angaben über die Differenzierung der Gewebe machen, soweit dies nach meinen Präparaten möglich ist.

Aus der ersten Tunicaschicht, in der ich niemals perikline Teilungen gefunden habe, entsteht wie gewöhnlich nur die Epidermis. Wenn die zweite Tunicaschicht an den Kegelflanken periklin geteilt wird, dann befinden sich diese Teilungen fast immer in solchen Regionen, die entweder sogleich oder etwas später in den Aufbau des Blattes einbezogen werden (vgl. Fig. 4 und 5, ferner die Figuren, die die Entwicklung des Blatthöckers zeigen). In der ausgewachsenen Rinde sieht man an Freihand-Querschnitten durch den Stengel 8—11 Zellagen, wobei die Zellen der äußeren 4 bis 5 Lagen einen etwas kleineren Durchmesser haben als die übrigen. Da perikline Teilungen in der subepidermalen Schicht der jüngsten Internodien verhältnismäßig selten sind, glaube ich annehmen zu können, daß nicht die ganze Rinde von der zweiten Schicht abstammt. Ich halte es darum für sehr wahrscheinlich, daß nur die äußere Zone der ausgewachsenen Rinde auf die zweite Schicht zurückgeht. Dann würden nicht nur der ganze Zentralzylinder, son-

dern auch die inneren Partien der Rinde auf das Corpus zurückzuführen sein. Um hierüber ganz sichere Angaben machen zu können, müßten aber noch weitere Schnittserien hergestellt werden, in denen auch die Verhältnisse in älteren Internodien genau studiert werden können, die in meinen Präparaten meist fehlen, da ich nur die äußersten Sproßspitzen geschnitten habe.

Kap. IV. Silene maritima

A. Gestalt und Formwechsel des Vegetationspunktes

Die freie Scheitelfläche des Kegels von *Silene maritima* weist im Augenblick der Abgliederung eines Blattpaares eine erhebliche Krümmung auf. Die Scheitelhöhe der Minimalfläche beträgt 34 μ. Der Formwechsel im Laufe eines Plastochrons kann also auch bei *Silene* keine so weitgehende Umgestaltung des Kegels bedingen wie etwa bei *Syringa* oder *Heteranthera*[1]). Die Umrißzeichnungen der Medianschnitte von Kegeln, die sich zur Zeit der Fixierung in stufenweise fortschreitender Entwicklung befanden, zeigen darum in Fig. 9 nur die weitere — immerhin noch recht beträchtliche — Emporwölbung einer von vornherein stark gekrümmten Scheitelfläche.

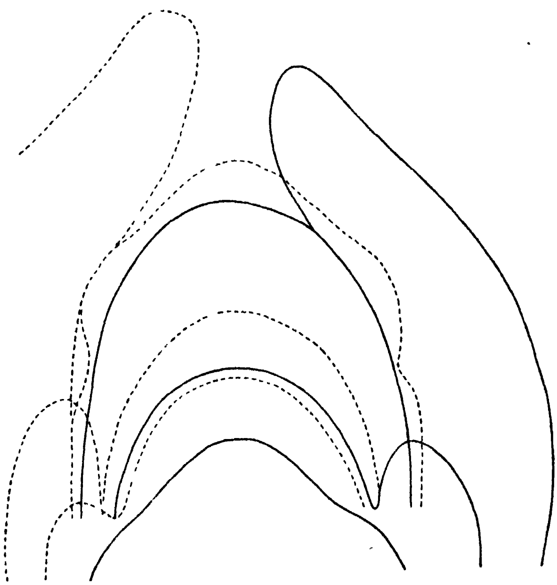


Fig. 9. *Silene.* Stadien eines Doppelplastochrons (300 ×)

Das Übersichtsbild Fig. 10 zeigt in bezug auf den Kegel und seine allerjüngsten Ausgliederungen große Ähnlichkeit mit Fig. 1 (*Honckenya*). Eine so weitgehende Annäherung der Formen ist durchaus nicht selbstverständlich, auch wenn es sich um Gattungen der gleichen Familie handelt. Zeigt doch *Dianthus* schon viel grö-

[1]) VON SCHALSCHA 1940.

ßere Abweichungen (vgl. auch bei A. Schmidt die Differenzen, die sogar Kegel der gleichen Gattung wie der von *Veronica speciosa* und der von *V. myrtifolia* aufweisen).

Der Kegel von *Silene*, dessen Scheitel um einiges spitzer erscheint als der von *Honckenya*, wird nach unten von dem allmählich umlaufenden Wulst des jüngsten Blattpaares begrenzt, welches ganz ähnlich wie das von *Honckenya* zunächst in horizontaler Richtung vorgestoßen war und nun nach oben wächst. Das zweitjüngste Blattpaar, das in der Alternanzebene liegt, macht sich durch den umlaufenden Ringwulst (Fig. 10,2) bemerkbar, der in unserer Längsschnittzeichnung in sehr ähnlichem Verlauf wie bei *Honckenya* unter der jüngsten Blattanlage als Ausbiegung der Konturen nach außen erscheint. Die drittjüngsten Blätter, die wieder median getroffen sind, schwingen sich in sanftem Bogen um den Kegel und seine jüngsten Ausgliederungen, schließen in einiger Entfernung fast zusammen, streben dann aber mit den Spitzen wieder ein wenig auseinander. Die fertigen, ausgewachsenen Blätter sind länger und dünner als die von *Honckenya*. Dies gibt sich schon in diesem frühen Stadium dadurch zu erkennen, daß die Dicke der jungen Blättchen bei *Silene* in Kegelhöhe erheblich geringer ist. Das vierte Blattpaar liegt wieder in der Alternanzebene. Von ihm ist in unserer Figur der basale Ringwulst sichtbar. Ferner sind weiter oben die Ränder der sich umgreifenden Blätter im Streifschnitt getroffen. Werfen wir noch einen Blick auf das fünfte Blattpaar, so finden wir schon geringere Ähnlichkeiten. Während bei *Honckenya* dieses Blattpaar noch deutliche Anklänge an das vorher geschilderte aufweist, und die bogenförmigen Konturen das Gesamtbild beherrschen, zeigen die *Silene*blätter eine fast parallele Linienführung. Sie sind in die Höhe geschossen, haben sich gerade aus-

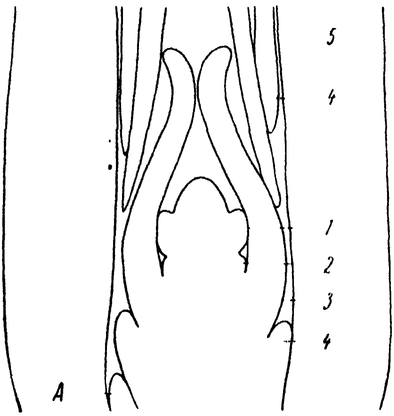


Fig. 10. *Silene*. Knospenlängsschnitt. 1, 3, 5: Die median getroffenen Anlagen des 1., 3. und 5. Blattpaares. 2: Ansatzstellen des 2., in der Alternanzebene ausgegliederten Blattpaares. 4 (unten): Das gleiche für das 4. Blattpaar, dessen überlappende Ränder bei 4 oben streifend getroffen sind. A: Achselknospe

gerichtet und auch stark verbreitert und erst in beträchtlicher Höhe über dem Kegelscheitel nähern sich ihre Spitzen.

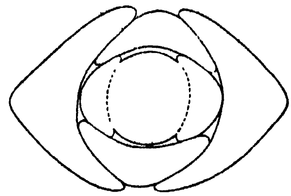


Fig. 11. *Silene.* Knospenquerschnitt (80 ×)

Wenden wir uns zum Kegel selber zurück, so finden wir auch bei *Silene* in allen Stadien im freien Scheitelteil stets einen nahezu kreisförmigen Querschnitt (Fig. 11). Nur wenn die jüngsten Blattanlagen seitlich vorstoßen, wird der Kreis in dieser Ebene in eine Ellipse verwandelt.

B. Die Bildungselemente des Vegetationspunktes

Die Medianschnitte der Längsschnittserien von *S. maritima* weisen am Scheitel oftmals eine größere Zahl gleichmäßiger Lagen auf. So fand ich bei 128 guten Serien 52 Kegel, also 40,6%, mit vier Lagen, während 71 Kegel, also 55,5%, drei Lagen haben. Nur bei 3 Kegeln, also nicht ganz 2,4%, fanden sich perikline Teilungen in den Initialen der dritten und bei 2 Kegeln, also etwas mehr als 1,5%, sogar in den Initialen der zweiten Lage. Die beiden letzten Hundertsätze sind so gering, daß ich hier die Aufspaltungen als seltene Ausnahmen werte. (Vgl. das darüber auf S. 467 Gesagte!) Als Regel ergeben sich demnach für *S. maritima* d r e i Tunicaschichten. Diese Annahme erscheint mir noch dadurch im besonderen gerechtfertigt, daß diese seltenen Aufspaltungen fast gleichmäßig auf das zweite und dritte Stockwerk verteilt sind.

Die zweite Tunicaschicht zeigt in ihrem weiteren Verlauf an den Flanken des Kegels nur selten perikline Teilungen. Am häufigsten treten sie in der Region auf, in der später der junge Blatthöcker vorstoßen wird. Hier sind sie aber sozusagen als proleptisch, als ein etwas verfrühter Beginn, als eine Vorwegnahme, anzusehen; denn weitere perikline Teilungen der zweiten Schicht folgen erst, wenn die Blattanlage horizontal vorgestoßen ist und sich anschickt nach oben zu wachsen. Unterhalb des Blatthöckers dagegen lassen sich öfter perikline Teilungen feststellen, die aber nur selten bis in die Nähe der nächsttieferen Blattachsel hinunterreichen.

Die Entscheidung darüber, ob perikline Teilungen der Zellen häufig auftreten oder selten sind, kann mit Sicherheit nur durch Längsschnitte erbracht werden, nicht durch Querschnitte. Wie ich oben bereits erwähnte, ist der Kegel von *Silene* gerade in seinem Spitzenteil mehr abgeschrägt als z. B. der von *Honckenya.* Werden nun die antiklinen Zellwände senkrecht zu den umlaufenden

Schichtgrenzen eingezogen, so stehen sie zur Sproßachse, besonders in jungen Kegeln, schräg. Ein Querschnitt muß in vielen Fällen auch die antiklinen Wände treffen. Dadurch kann leicht der Eindruck erweckt werden, daß perikline Teilungen vorhanden sind, wo in Wirklichkeit keine solchen auftreten. Finden sich nun bei einem Objekt wie *Silene* nicht nur senkrecht eingezogene Antiklinen, sondern stehen die Wände etwas schräg zu den Außenkonturen und den Schichtgrenzen, dann kann dieser Eindruck noch verstärkt werden. Es sind also in den Querschnittbildern von vornherein mehr „perikline" Wände zu erwarten, als in den Längsschnitten festgestellt werden können und also auch mehr als in Wirklichkeit vorhanden sind. Bei einiger Übung lassen sich aber auch in Querschnitten solche scheinbar periklinen Wände meist unterscheiden von den echten Aufspaltungen der zweiten Schicht, die, wie die Längsschnitte aufweisen, namentlich unterhalb des Blatthöckers des öfteren auftreten. Strecken sich ihre Derivate in radialer Richtung, so müssen die inneren an jene Stelle geraten, wo sonst Zellen der dritten Schicht liegen. Ist die Aufspaltung örtlich begrenzt, so können die Abkömmlinge der zweiten Schicht mit den benachbarten normal gelagerten Zellen der dritten nach einiger Zeit eine völlig glatte „Lage" bilden, der man ihre heterogene Entstehung nicht mehr ansieht[1]). Von Bedeutung wird dieser Umstand für die Anlage der Seitensprosse und die Entscheidung darüber, welche Bildungselemente sich an ihrem Aufbau beteiligen. Wir kommen in Abschnitt D dieses Kapitels darauf zurück.

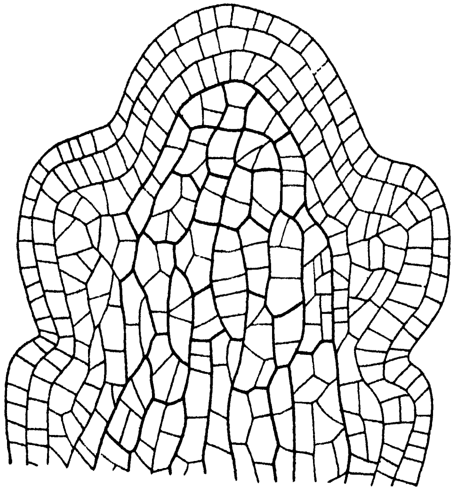


Fig. 12. *Silene*. 3 Tunicaschichten. Die eine Aufspaltung in T_3 liegt nicht mehr im Initialfeld (so nahe am Initialfeld nur selten zu beobachten). Die Corpusinitialen z. T. periklin aufgespalten. (400 ×)

[1]) Derartige „Verwerfungen" hat schon A. SCHMIDT beschrieben und durch eine schematische Zeichnung BUDERs erläutert. (SCHMIDT, 1924, S. 382. Seine Abb 13 bezieht sich zwar auf das Initialfeld oder seine nächste Umgebung. Wir brauchen sie aber nur um 90° zu drehen, um sie für unseren Fall anwenden zu können.)

Die dritte Tunicaschicht zeigt außerhalb des Initialfeldes kein ganz einheitliches Verhalten. Fig. 12 läßt erkennen, daß perikline Teilungen schon in unmittelbarer Nähe des Initialfeldes vorkommen können. In dieser „Höhe" sind sie allerdings nicht häufig. Immerhin ist klar, daß die nach innen gelegenen Teilungsprodukte solcher periklin geteilter Zellen später zwischen die Corpuszellen geschoben werden können und somit eine eindeutige Grenze zwischen den Derivaten der Tunica- und Corpusinitialen nicht weit zu

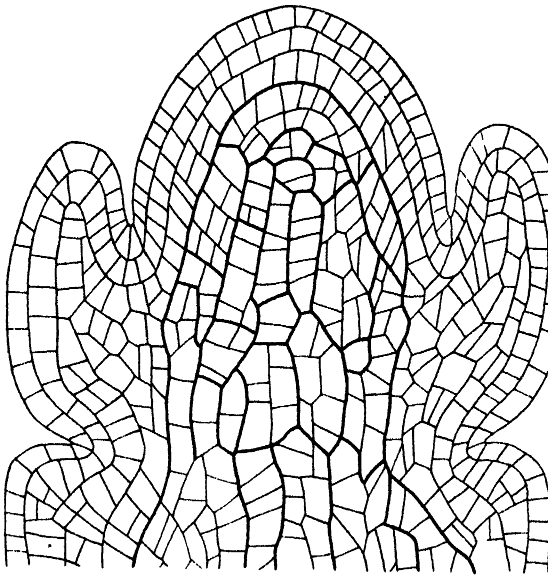


Fig. 13. *Silene.* Die Corpusinitialen haben sich gleichmäßig aufgespalten. Sodann sind zahlreiche antikline Wände eingezogen worden, so daß eine deutliche Corpuslage entstanden ist, die natürlich nicht mit einer Tunicaschicht verwechselt werden darf (400 ×)

ziehen ist. Fig. 13 zeigt entsprechende perikline Teilungen der dritten Tunicaschicht auf halber Kegelhöhe.

Die Corpusinitialen liefern die Corpuslage, die in vielen Kegeln zu beobachten ist, und das zentrale Gewebe, innerhalb dessen die Markmutterzellen hervortreten, an die sich die Markstränge nach unten anschließen. Treten mehr als drei Zellagen auf, die den Scheitel kappenmäßig umlaufen (Fig. 13), dann sind diese Konfigurationen in ähnlicher Weise entstanden wie bei *Honckenya* (vgl. S. 469).

C. *Die Blattanlage*

Da die Entwicklung der Blattanlage bei *Silene* der von *Honckenya* sehr ähnlich ist, kann ich mich im folgenden kurz fas-

sen. Die ersten Anzeichen für die Entstehung einer Blattanlage finden wir wie bei *Honckenya* in der dritten Zellage, die hier freilich Tunicaschicht ist, dort schon zum Corpus gehört. Meist teilen sich zwei Zellen gleichzeitig periklin wie in Fig. 14a. Der Blatthöcker wächst auch bei *Silene* zunächst horizontal aus der Kegelflanke heraus. Fig. 14b zeigt, daß die Teilungen der dritten Schicht in antikliner und vor allem in perikliner Richtung zahlreich geworden sind, während sich in der zweiten Schicht auf diesem Stadium nur an der Spitze des Höckers eine Teilung findet. Die Teilungstätigkeit der dritten Schicht bleibt noch erhalten, während die Teilungen in der zweiten Schicht lebhafter einsetzen und ein

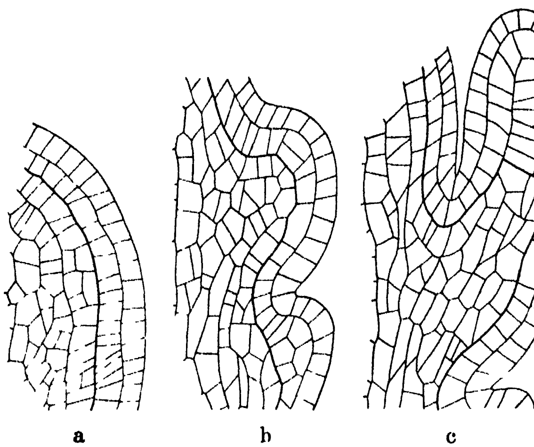


Fig 14 a—c. *Silene*. Anlage und Vorwölbung des Blatthöckers (Vgl. auch Fig. 12 und 13.) Die stärkere Linie ist die Grenze zwischen T_2 und T_3. (400 ×)

ausgesprochenes Spitzenwachstum des Blattprimordiums zur Folge haben. In Fig. 14c sehen wir zahlreiche Teilungen von Derivaten der zweiten Tunicaschicht, die noch schmal sind und dicht gedrängt übereinander liegen. Wenn sich diese Zellen strecken, dann muß das junge Blatt mächtig in die Höhe schießen.

Wir sehen hier also ähnlich wie bei *Honckenya*, daß nur ein Zapfen der dritten Schicht (bei *Honckenya* der dritten Lage, der Corpuslage) in den Blatthöcker hineinreicht, und daß die Abkömmlinge der zweiten Schicht im letzten abgebildeten Stadium von jetzt an die Hauptrolle bei der Ausbildung des jungen Blattes spielen. Ob in noch älteren Blatthöckern der innere „Zapfen“ noch weiter vorstößt oder nicht, muß ich auch hier noch unentschieden lassen.

Die weitgehende Ähnlichkeit in der Anlage des Blattprimordiums von *S. maritima* und *Honckenya* ist nicht zu verkennen. Sie dürfte bei der nahen Verwandschaft der Arten auch nicht überraschen, trotz der großen habituellen Verschiedenheit der fertig ausgebildeten Blätter. Bemerkenswert ist jedoch der Umstand, daß die dritte Zellage, die das horizontale Vorstoßen des Höckers bewirkt, das eine Mal zum Corpus (*Honckenya*) das andere Mal zur Tunika (*Silene*) gehört. Dies Beispiel, dem man noch andere an die Seite stellen kann, zeigt uns besonders eindringlich, daß die Wachstums- und Differenzierungsprozesse, die zur Vorwölbung des Höckers führen, nicht etwa durch die Gliederung des Initialfeldes in bestimmte Initialstockwerke bedingt sind, sondern von ganz anderen entwicklungsmechanischen Faktoren abhängen, die — im einzelnen noch unbekannt — in unserem Falle bei beiden Arten die gleichen sein müssen. Ebenso ist ja die spätere Differenzierung des Urmeristems in Zentralzylinder, Rinde und Epidermis ganz unabhängig davon, ob am Scheitel fünf oder vier oder drei oder zwei Initialstockwerke unterschieden werden können oder nur ein einziges, wie bei den von Korody untersuchten Koniferen.

D. Die Anlage der Achselknospe

Wie so häufig bei den Caryophyllaceen (vgl. z. B. Eichler, Blütendiagramme, Bd. II, S. 117) trägt *Silene maritima* nur in einem Blatt jedes Paares einen Achselsproß; und dies macht sich bereits bei der Anlage der Achselknospen bemerkbar. Die ersten deutlichen Anzeichen zur Bildung einer Nebenachse lassen sich im Zellnetz unter der drittjüngsten Blattachsel erkennen (vgl. Fig. 15a). In der viertjüngsten ist bereits das Tragblatt etwas nach außen gedrängt, und in der fünften hat sich der Achselsproß schon vorgeschoben (vgl. Fig. 15b) und wächst nun steil nach oben.

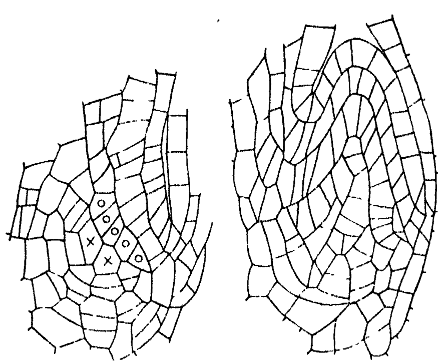


Fig. 15. *Silene*. a: Anlage der Achselknospe (3. Blattpaar). b: Ihre Vorwölbung (5. Blattpaar). (400 ×)

Um entscheiden zu können, aus welchen Initialstockwerken des Hauptkegels sich die Bildungselemente des Seitenkegels ableiten,

empfiehlt es sich immer, zunächst das Augenmerk auf jüngere Blattachseln zu richten, in denen noch keine Anzeichen für die Bildung von Achselknospen zu erkennen sind, wie etwa in unserer Fig. 13. Wir sehen hier T_1 und T_2 des Hauptkegels noch völlig unaufgespalten in das Blatt einbiegen, während T_3 sowohl unter dem linken wie unter dem rechten Blattwinkel schon in diesem frühen Stadium perikline Teilungen zeigt. Damit ist schon jetzt entschieden, daß das Corpus keine Derivate für den Seitenkegel liefern kann. Später greift diese perikline Spaltung von T_3 noch weiter um sich. Die entstandenen Zellen können sich nochmals aufspalten, so daß der ganze Komplex der in Fig. 15a mit ○ und × bezeichneten Zellen nebst den noch tiefer gelegenen als Derivat der ursprünglichen T_3 anzusehen ist. T_1 des Hauptkegels zieht sich wie gewöhnlich unaufgespalten über den Blattwinkel hinweg und liefert daher auch die Initialen für T_1 des Seitenkegels. Entsprechendes gilt in der Regel[1]) auch für T_2. Es bestehen für die Bildungselemente von Haupt- und Seitenkegel demnach folgende Beziehungen:

Hauptkegel		Seitenkegel
T_1	— — — — — — — —	T_1
T_2	— — — — — — — —	T_2
T_3	⟨ — — — — — — — —	T_3
	— — — — — — — —	C

Das sind also die gleichen Beziehungen wie sie Schmidt bei *Vinca minor* und *Veronica speciosa* gefunden hat. Diese Beziehungen haben insofern eine tiefere Bedeutung, als sie uns Aussagen über etwaige Periklinalchimären ermöglichen. Bei diesen Pflanzen sind nicht nur haplo- sondern auch diplochlamyde wuchsbeständige Periklinalchimären denkbar, nicht aber triplochlamyde! Denn jeder Kegel mit drei „fremden" Mantelschichten würde schon bei der ersten Verzweigung nur totale Rückschläge zur Mantelkomponente als Seitensprosse liefern[2]).

[1]) Falls ausnahmsweise die periklinen Teilungen in T_2, die unterhalb der Blattanlagen auftreten (vgl. S. 480), bis in die kritische Region der nächsten Blattachsel hinunterreichen, dann liefert natürlich T_2 des Hauptsprosses nicht nur T_2, sondern auch T_3 des Nebensprosses und, wenn keine weiteren periklinen Wände in den Derivaten auftreten, geht aus T_3 des Hauptsprosses das C des Nebensprosses hervor.

[2]) Immer natürlich unter der Voraussetzung, daß der Chimären-VP. den gleichen Wuchsregeln folgt wie der homogene.

Kap. V. Dianthus caryophyllus

A. Gestalt und Formwechsel des Vegetationspunktes

An dem medianen Längsschnitt durch eine Knospe von *Dianthus caryophyllus*, den Fig. 16 wiedergibt, tritt uns der freie Kegel als ein stark gewölbter Höcker entgegen, in dem die Breite die Höhe nur um weniges übertrifft. Die Kegelflanken sind steil gestellt und schmiegen sich eng den Konturen des Blattes an.

Am Beginn des Plastochrons (Fig. 17) zeigt der Kegel eine ziemlich breit ausgezogene flache Kuppe mit elliptischem Grundriß,

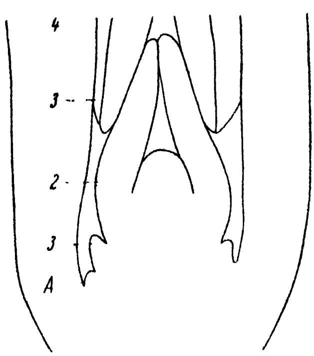


Fig. 16. *Dianthus.* Anlagen des 2. und 4. Blattpaares, median getroffen. Blattpaar 1 und 3 in der Alternanzebene. Vom 3. Blattpaar sind der Ansatz und (im Streifschnitt) die überlappenden Ränder getroffen. A: Achselknospe. (80 ×)

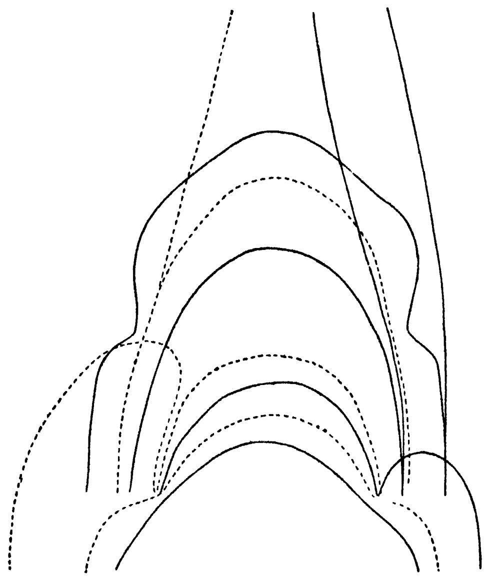


Fig. 17. *Dianthus.* Stadien eines Doppelplastochrons

die gleichsam von einer kleinen Kugelkalotte gekrönt wird. Obgleich die Hervorwölbung der Blatthöcker schon beginnt und diese im Zellnetz sich deutlich abheben, kann eine sichere Trennung von freiem Kegel und Blattprimordien allein aus der äußeren Form noch nicht vollzogen werden (vgl. auch Fig. 20 a). Bald aber stoßen die Blatthöcker seitlich vor und der Kegel steilt sich zwischen ihnen auf, so daß die Krümmung seiner Oberfläche erheblich zunimmt. Die Aufsteilung setzt sich weiterhin in ebenso raschem Tempo fort. Wesentlich überboten wird es noch durch das Längenwachstum der jungen Blätter, die zur Zeit, wo das nächste Blattpaar in der Schnittebene angelegt wird, den Kegel schon weit übergipfelt haben.

Im freien Scheitelteil ist der Querschnitt des Kegels fast kreisrund, vgl. Fig. 18 a. Solange die Blattprimordien noch wenig umgreifen, ist er in Höhe der jüngsten Achseln nahezu quadratisch, wie wir es aus Fig. 18 b ersehen. Wenn sich die Blattwülste um den Vegetationspunkt herumziehen und sich ihre Ränder nähern, wird er in gleicher Höhe elliptisch, vgl. Fig. 18 c. Finden wir die Ellipsenform *nahe* unter dem Scheitel, so ist sie auf die Ausgliederung eines neuen Blattpaares zurückzuführen, vgl. Fig. 18 d, wo die jüngsten Blattanlagen (in der Waagerechten!) noch nicht vom Kegel abgesetzt sind.

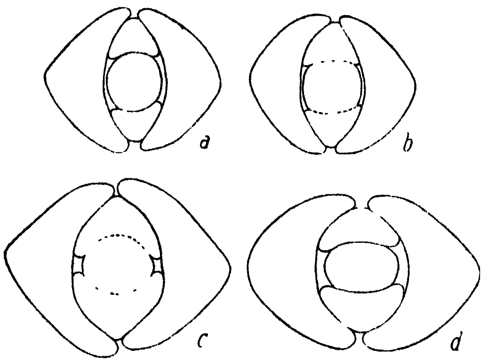


Fig. 18 a—d. *Dianthus*. Knospenquerschnitte. Vgl. Text. (80 ×)

B. Die Bildungselemente des Vegetationspunktes

Dianthus caryophyllus hat eine zweischichtige Tunica. Zwar kommt es vor, daß *am Rande* des Initialfeldes in der zweiten Schicht perikline Teilungen auftreten, ähnlich wie bei *Silene* in der dritten. Aber einerseits sind auch diese sehr selten, und andererseits besagt das natürlich nichts gegen das Vorhandensein von zwei Tunicaschichten, da die Aufspaltung nie bis in die Mitte des Scheitels hineinreicht. In allen Stadien überwiegen in der zweiten Schicht die antiklinen Teilungen so, daß wir sie fast immer wie in Fig. 19 den ganzen Kegel umlaufend das Corpus fest begrenzen sehen.

Betrachten wir nun in Fig. 19 den Zellkomplex, der unter den Initialen der Tunicaschichten gelegen ist, so sehen wir, daß sich die Corpusinitiale einmal periklin geteilt hat. In der oberen und in der unteren Tochterzelle ist zuerst je eine antikline Wand eingezogen worden, dann in je einem Teilungsprodukt eine perikline. Das untere Derivat der ersten periklinen Teilung kann noch nicht als Mutterzelle der zentralen Markstränge angesehen werden. Die nächsttieferen Zellengruppen aber sind als solche schon deutlich zu erkennen.

Wie schon oben erwähnt, bleiben die beiden Tunicaschichten in allen Entwicklungsstadien des Kegels auch an den Flanken verhältnismäßig fest geschlossen. Um so mehr ist es zu beachten, daß die Corpuslage nur selten bis in die Scheitelregion so regelmäßig

ausgebildet wird, daß man den Eindruck von drei oder gar von vier Lagen erhält, wie es bei anderen Objekten ja so häufig vorkommt. Am ehesten wird ein solcher Eindruck noch erweckt, wenn die Verbreiterung des Kegels einsetzt (vor der Abgliederung des nächsten Blattpaares). Damit pflegt ja allgemein die Teilungshäufigkeit in antikliner Richtung und die Zahl der Lagen am Scheitel zuzunehmen. In allen anderen Phasen werden perikline Wände in die Corpus-Initialen unserer Pflanze häufiger eingezogen als in manchen anderen Fällen. Das hängt z. T. wohl damit zusammen,

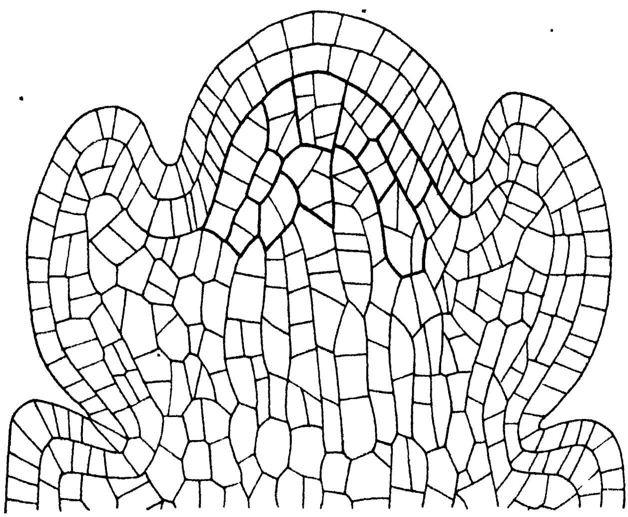


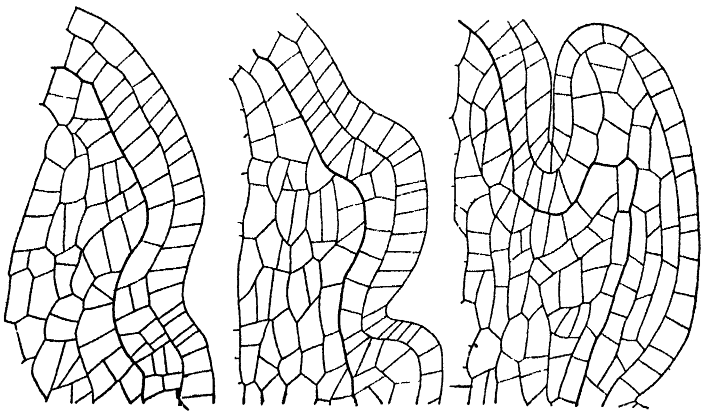
Fig. 19. *Dianthus.* Die Corpusinitiale wiederholt periklin und antiklin geteilt. (400 ×)

daß das Höhenwachstum bei den *Dianthus*-Kegeln besonders ausgesprochen ist. Allerdings darf nicht vergessen werden, daß das Wachstum des Kegels in die Höhe sich nicht unbedingt in häufigen periklinen Teilungen der Initialen äußern muß. Auch dann kann es sehr beträchtlich werden, wenn Corpus-Initialen sich nur verhältnismäßig selten aufspalten, dafür aber ihre nach unten abgegebenen Tochterzellen sich desto häufiger periklin teilen.

C. Die Blattanlage

Bei der Ausbildung des Blattes am Vegetationspunkt von *Dianthus* finden wir — wie bei *Silene* — eine große Ähnlichkeit mit *Honckenya.* Ich kann mich daher auch hier mit einigen kurzen Hinweisen begnügen.

Wenn der Vegetationskegel von *Dianthus* zur Blattbildung übergeht, setzt eine Verbreiterung in Richtung der zukünftigen Blattprimordien ein, an der sich zunächst das ganze Corpus beteiligt. Bald aber übernimmt die äußere Lage des Corpus die Führung, und es teilt sich in Höhe des zukünftigen Blattbuckels eine Zelle periklin, die schon vorher zu besonderer Größe herangewachsen war. Häufig schließen sich Nachbarzellen in der Teilungstätigkeit an (wie bei *Silene*, Fig. 14a). Während sich die Zellen der dritten Lage weiterhin teilen, wie es Fig. 20a zeigt, erfahren die Zellen der zweiten Schicht vorläufig nur antikline Teilungen. Nur



a b c

Fig. 20a—c. *Dianthus*. Anlage und Vorwölbung des Blattprimordiums. Vgl. Text. (400 ×)

selten sind einzelne „proleptische" perikline Spaltungen anzutreffen. Erst wenn der Blatthöcker soweit horizontal aus der Kegelflanke hervorgestoßen ist, wie in Fig. 20b, treten regelmäßige und wiederholte perikline Teilungen auf. Hierdurch, sowie durch die Streckung der darunter gelegenen Corpusderivate wächst der Höcker nach oben und außen. Ferner wird T_2 schon früh an der Rückseite des Blatthöckers wiederholt periklin aufgespalten (Fig. 20c). Der Corpuszapfen beteiligt sich am Aufbau des jungen Blattes von *Dianthus* bis zu dem letzten abgebildeten Stadium ähnlich wie bei *Honckenya* so weit, daß seine Derivate etwa bis in die Höhe der Achsel reichen. Sein weiteres Schicksal ließ sich auch hier nicht mit Sicherheit verfolgen.

D. Die Anlage der Achselknospe

Wie bei *Silene* wird nur in der einen Achsel jedes Blattpaares eine Knospe angelegt. Die ersten deutlichen Anzeichen dafür sind

in einer Achsel des zweitjüngsten Blattpaares zu erkennen, wo sich die charakteristische „muschelartige" Zellanordnung findet, die in Fig. 21 gut zu sehen ist. Die mit × bezeichnete Zelle — unzweifelhaft ein Corpusabkömmling — wird bei der später erfolgenden Vorwölbung die Corpusinitialen der Achselknospe liefern, während ihre Tunicainitialen aus den über der angekreuzten Zelle liegenden Tunicaschichten des Hauptkegels hervorgehen. Die Vorwölbung beginnt im dritten Blattpaar und ist im vierten oder fünften bereits vollendet. Wie bei *Honckenya* entstehen die Bildungselemente der Achselknospe aus den homologen der Hauptknospe: T_1 der Achselknospe entsteht aus Derivaten der ersten, T_2 der Achselknospe aus Derivaten der zweiten Tunicaschicht des Hauptkegels, während C der Achselknospe aus Abkömmlingen des Corpus gebildet wird.

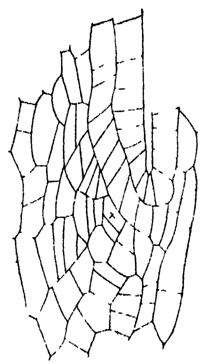


Fig. 21. *Dianthus.* Anlage einer Achselknospe. Vgl. Text (400 ×)

Die Anlage und Ausgliederung der Achselknospen verläuft bei den drei untersuchten Caryophyllaceen in den wesentlichen Zügen nach der gleichen Regel, ebenso wie die Anlage der Blatthöcker die gleichen Gesetzmäßigkeiten erkennen läßt. Dies ist um so bemerkenswerter, als die Architektonik des Initialfeldes im Urmeristem Verschiedenheiten zeigt. Bei *Honckenya* und *Dianthus* liegen über dem Stockwerk der Corpusinitialen zwei Tunicaschichten, bei *Silene* drei. Die sich aus diesen Tatsachen ergebenden Schlußfolgerungen habe ich bereits auf Seite 483 angedeutet.

Kap. VI. Clematis paniculata

A. Gestalt und Formwechsel des Vegetationspunktes

Der Vegetationspunkt von *Clematis paniculata* stellt sich in Fig. 22 als ein kräftiger, gedrungener Kegel dar, dessen freier Scheitelteil eine größere Breite als Höhe aufweist. Wir können dieses Verhältnis von Höhe und Breite in a l l e n Stadien feststellen, so daß wir hier immer einen massigeren Kegel vorfinden als bei den vorher beschriebenen Caryophyllaceen. (Beim Vergleich der Übersichtsbilder 1, 10, 16 und 22 beachte man, daß die drei ersten 80mal vergrößert sind, das letzte aber nur 50mal!) Der Kegel unserer Fig. 21 geht in der Alternanzebene bereits zur Abgliederung eines neuen Blattpaares über. Wir haben also in den obersten Blattprim-

ordien unserer Schnittebene in Wirklichkeit schon das zweitjüngste Blattpaar vor uns.

Gegenüber den Caryophyllaceen fällt die frühzeitige Streckung der Internodien auf. Das steht wohl zweifellos damit in Zusammenhang, daß unsere *Clematis* eine Kletterpflanze ist. Die jungen Blatthöcker werden schon sehr früh gegliedert, und zwar bilden sich bei *Clematis* drei Spitzen aus. In der Lebensgeschichte der Blütenpflanzen von Kirchner, Loew und Schröter wird sie darum von G. Bitter und O. Kirchner (S. 86) zum triakronen Typus gerechnet.

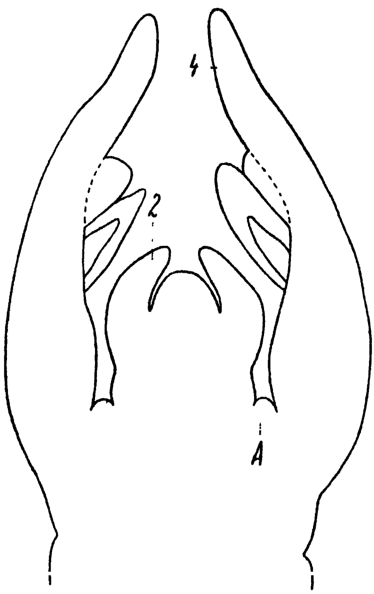


Fig. 22. *Clematis.* VP. mit jüngsten Blattanlagen. Das Blattpaar 4 mit Seitenfiedern A: Achselknospe. (50 ×)

Besser als auf unserem Längsschnittbild, auf dem wir über dem Kegel von rechts und links Teile der Seitenzipfel hineinragen sehen, erkennen wir diesen Tatbestand aus dem Querschnitt in Fig. 23 a. Das jüngste Blatt (1) zeigt noch e i n e Spitze, das nächstältere (2) hat auch noch keine Teilung erfahren, während das dritte Blattpaar in je drei Fiedern aufgeteilt ist, die eng aneinander gepreßt sind. Sieht man einen solchen Querschnitt (wie in Fig. 23 a) zum ersten Male, dann ist man zunächst unsicher, wie die Zuordnung der isolierten Fiederquerschnitte vorzunehmen ist. Doch läßt schon ein Schnitt, der in einer tieferen Ebene geführt ist (Fig. 23 b), den Zusammenhang klar erkennen. In Blattpaar 3 sind gerade noch die Grenzen zwischen Mittel- und Seitenspitzen erkennbar. Auch Blattpaar 2 wird bald zur Ausgliederung dieser Fiedern übergehen.

Wenn die Blatthöcker so weit vorgetrieben sind, daß man mit einiger Sicherheit die Maße des freien Kegels erfassen kann, beträgt seine Breite 132 μ und die Höhe 45 μ. Der Kegel ist dann ungefähr dreimal so breit wie hoch. Der unterste Kurvenzug der Fig. 24 zeigt den Längsschnitt dieses jungen Kegels. Wenn sich die Blatthöcker entwickeln und der Vegetationspunkt an Ausdehnung zunimmt, geschieht dies vor allem durch Längenwachstum. So ist in der dritten Kurve der Figur die Breite nur noch doppelt

so groß wie die Höhe, und am Abschluß des Plastochrons beträgt sie nicht mehr ganz das eineinhalbfache der Scheitelhöhe. Der größte

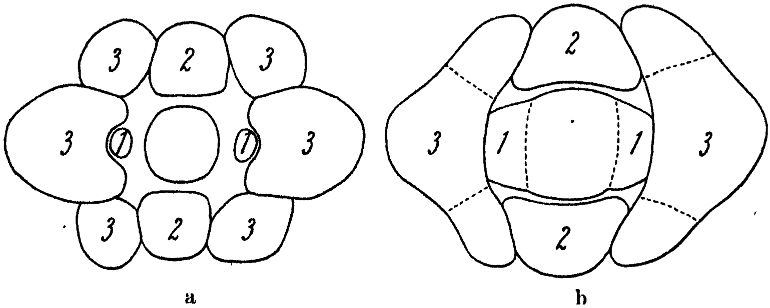


Fig. 23 a und b. *Clematis*. Querschnitte durch eine Knospe Erklärung im Text (50 ×)

abgebildete Kegel hat eine Breite von 218 μ und eine Höhe von 160 μ. Der Zuwachs in der Breite beträgt 86 μ und in der Höhe 115 μ.

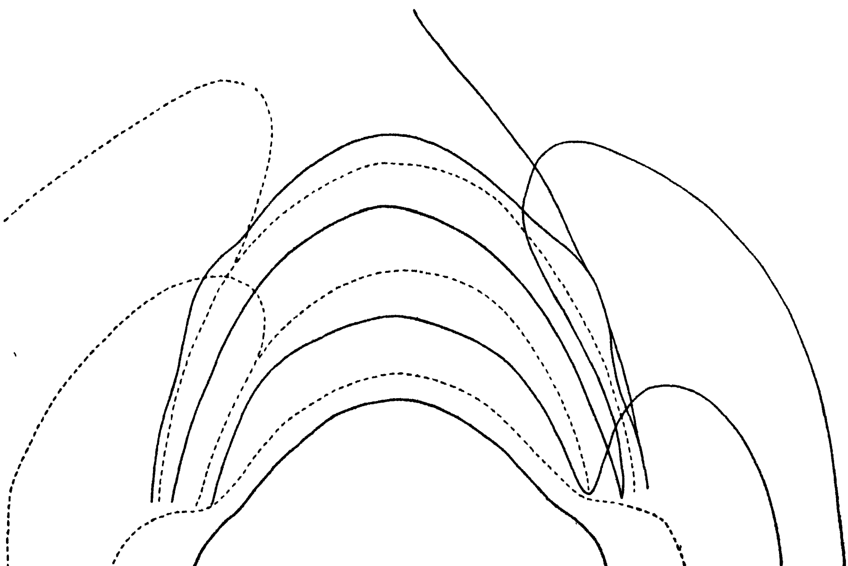


Fig. 24. *Clematis*. Stadien eines Doppelplastochrons (300 ×)

B. *Die Bildungselemente des Vegetationspunktes*

Wenn man eine größere Zahl von Medianschnitten prüft, so erkennt man im Scheitelteil gewöhnlich zwei, nicht selten auch drei oder gar vier Zellagen. Da die Minimalzahl den Ausschlag gibt, ist schon daraus ersichtlich, daß offenbar zwei Tunicaschichten vor-

liegen. Nur in drei von 102 Serien war im Initialfeld auch eine Zelle der zweiten Schicht aufgespalten; wie in früheren Fällen, vgl. S. 467/79, glaubte ich diese aber mit Rücksicht auf den geringen Prozentsatz als Ausnahmen werten zu dürfen, so daß ich also zwei Tunicaschichten annehme. Treten drei oder vier saubere Zellagen auf, so sind die dritte und vierte Corpuslagen. Diese kommen wie stets dadurch zustande, daß sich die Initialen des Corpus zufällig

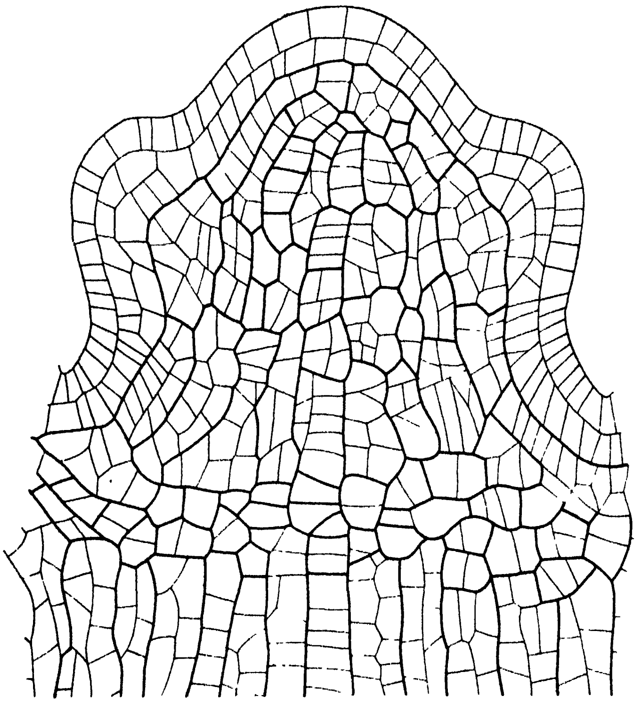


Fig. 25. *Clematis*. Zwei Tunicaschichten; die Corpus-Initiale periklin aufgespalten. (300 ×)

gleichzeitig und in gleicher Höhe periklin teilen, so daß an die Spitze des inneren Zellnetzes eine Vierergruppe zu liegen kommt. Solange diese Konfiguration erhalten bleibt, treten am Scheitel vier Lagen in Erscheinung. Meist jedoch gehen die tiefer gelegenen Tochterzellen ziemlich früh zu weiteren unregelmäßigen periklinen Teilungen über, und es bleiben dann nur drei Lagen übrig. Die Corpusaußenlage folgt den beiden Tunicaschichten oft in sauberer Linienführung ziemlich tief nach unten (vgl. Fig. 25 links) manchmal jedoch erfährt sie eine durchgehende perikline Aufspaltung (vgl. Fig. 25 rechts). Solche Verschiedenheiten in der Aufspaltung auf

den Flanken des gleichen Kegels sind auch bei anderen Objekten nicht ungewöhnlich und z. B. schon von A. Schmidt beschrieben worden[1]).

Die Markmutterzellen erkennen wir bei *Clematis* daran, daß die Stränge der Markzellen, in denen die Differenzierung schon deutlich zutage tritt, gleichmäßig auf sie hingeordnet sind. An sie schließen sich die anfangs kürzeren, dann immer länger werdenden Reihen der jungen Markzellen an, die durch stärkere Wände und die Differenzierung des Inhalts gut zu erkennen sind.

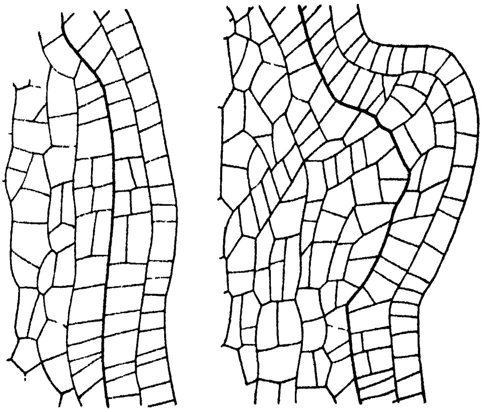
Als eine frühe Differenzierung fallen auch die Knoten auf. Das dürfte damit in Zusammenhang stehen, daß — wie gewöhnlich bei den Kletterpflanzen — schon die allerjüngsten Internodien ein beachtliches Streckungswachstum zeigen. Schon unter dem drittjüngsten Blattpaar tritt die Knotenplatte sehr deutlich in Erscheinung (Fig. 25). Die Knotenzellen haben eine ganz andere Wachstumstendenz als die Internodiumzellen. Ihre Teilung, die erheblich seltener zu beobachten ist als die der Internodiumzellen, erfolgt meist parallel zur Kegelachse. Die Knotenbildung beginnt im Achsenstrang des Markes, gewinnt aber dann sehr schnell die ganze Kegelbreite.

C. Die Anlage von Blatt und Achselknospe

Die Anlage des Blatthöckers beginnt damit, daß in der äußersten Corpuslage und g l e i c h z e i t i g auch in der zweiten Tunicaschicht perikline Wände auftreten (Fig. 26 a). Wir sehen an den Blatthöckern in Fig. 25, daß die Zellen der Corpus-Außenlage mehrfach aufgespalten sind. Die Tunicaschicht darüber ist in einer ziemlich langen Zone erst einmal periklin geteilt. In dem etwas älteren Stadium der Fig. 26 b ist der vom Corpus nach außen vorstoßende Zapfen schon erheblich größer geworden. Aber auch in den zwei mittleren darüber liegenden Zellreihen sind neue perikline Wände zu bemerken. Von nun an dominiert die Tätigkeit der aus T_2 stammenden Zellen, die an der weiteren Ausgestaltung des jungen Primordiums jedenfalls für die nächsten Entwicklungsstadien die Hauptrolle spielen.

[1]) Die Verschiedenheit auf beiden Seiten ist übrigens im Grunde gar nicht so groß, wie sie im ersten Augenblick erscheint. Denn auch auf der linken Seite des Kegels in Fig. 25 muß dem gegenwärtigen Zustand ein anderer vorausgegangen sein, wo die Corpusaußenlage in ihren obersten Zellen periklin aufgespalten war. Nur haben sich dann die inneren Zellen bald wieder zum zweitenmal periklin geteilt, so daß hier drei „Corpuslagen“ entstanden sind.

Doch weisen die Präparate, in denen ich die Jodgrün-Fuchsin-Färbung angewandt habe, aus, daß zwar Teilungsfiguren an der Spitze des Höckers häufiger sind als an der Basis, daß sie aber auch hier durchaus nicht fehlen. Der in Fig. 26 b noch sehr kurze Corpus-Zapfen dringt also sicher noch ein beträchtliches Stück in den Blatthöcker vor. Aber weder auf Grund der Präparate, bei denen die Tannin-Eisenchlorid-Färbung, noch solcher, bei denen die Jodgrün-Fuchsin-Färbung vorgenommen wurde, war es mir möglich, in wesentlich älteren Blatthöckern mit Sicherheit festzustellen, wo die genaue Grenze zwischen Tunica- und Corpusderivaten gelegen ist.



a b

Fig. 26 a und b. *Clematis*. Anlage und Vorwölbung des Blattprimordiums. (300 ×)

Daß das Spitzenwachstum zunächst weiterhin, vor allem bei Ausgliederung und Gestaltung der Fiedern eine entscheidende Rolle spielt, weisen sämtliche Präparate der Jodgrün-Fuchsin-Färbung aufs deutlichste aus.

Bei *Clematis* enthält jede Achsel die Anlage einer Achselknospe (vgl. Fig. 22). Wir beobachten, daß die Aufspaltung der zweiten Tunicaschicht, in welchem Stadium die Blattausgliederung sich auch immer befinden mag, nie bis in die nächsttiefere Achsel hinunterreicht. So weist Fig. 27 a die gleichmäßig umlaufende zweite Schicht auf, unter der sich schon eine neue Corpusinitiale gebildet hat, die sich im Präparat übrigens noch viel deutlicher abhebt als in der Zeichnung. Es handelt sich in dieser Figur um ein Stadium, das der Achsel des dritten Blattpaares angehört. Die sonst so häufige „Gewebemuschel“ wird hier nicht oder nur andeutungsweise ausgebildet. Durch die Tätigkeit der äußeren Knotenzellen, die Ausbildung der Corpusinitialen und die antiklinen Teilungen in den beiden Tunicaschichten darüber wird das Blatt vom Kegel abgedrängt, so daß in der Achsel eine der Horizontalen angenäherte Fläche entsteht. Dies ist ein beachtlicher Gegensatz zu *Silene* und *Dianthus*, wo sich die junge Achselknospe vom unteren Teil der steilen Kegelflanke aus in die Achsel des enganliegenden Blattes

eindrängt. Nun setzen die Teilungen in den Initialstockwerken des sekundären Kegels lebhaft ein und die Achselsproßanlage wächst fast senkrecht empor. Schon früh sind parallele Zellreihen zu erkennen, die sich gleichsam auf die randlichen Knotenzellen stützen und deren Spitzen die Corpusinitialen des neuen Kegels sind (vgl. Fig. 27 b). Die darunter gelegenen Teile dieser mittleren Zellreihen werden zu Markmutterzellen.

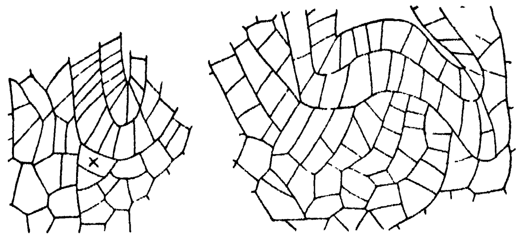

a b

Fig. 27 a und b. *Clematis*. Anlage und Vorwölbung der Achselknospe

Zusammenfassend ist zu sagen: In jeder Achsel wird eine Seitenknospe angelegt. Der Achselsproß baut sich aus den entsprechenden Bildungselementen des Hauptkegels auf. Deszendenten der beiden Tunicaschichten liefern die Tunicainitialen des Seitenkegels; dessen Corpusinitialen sind Abkömmlinge vom Corpus des Hauptkegels.

Kap. VII. Versuch, den Formwechsel der Kegel durch Kurven darzustellen

Zur Veranschaulichung der Veränderungen, die ein Kegel während seiner rhythmischen Entwicklung erfährt, kann man aufeinander folgende Phasen nebeneinander abbilden, wie dies meist geschehen ist, oder übereinander zeichnen, wie ich es in den Fig. 3, 10, 17 und 24 getan habe. Dadurch wird die Anschaulichkeit gesteigert, da man die einzelnen Phasen noch besser und sicherer miteinander vergleichen kann. Das gilt natürlich nur für die einzelnen Phasen des Kegels einer bestimmten Art.

Um auch Kegel verschiedener Objekte vergleichen zu können, habe ich in Fig. 28 eine andere Art der graphischen Darstellung versucht. Der Umriß des Scheitels vergrößert sich, wenn wir von seiner Minimalfläche ausgehen, im Laufe eines großen Plastochrons bis zu einem Maximum, das unmittelbar vor der Abgliederung der nächsten Blatthöcker in der gleichen Ebene erreicht wird. Während dieser Zeit wächst der Scheitelteil sowohl in die Länge als auch in die Breite. Jedem zwischen Minimum und Maximum gelegenen Stadium kommt dabei eine bestimmte Höhe und eine bestimmte Breite zu. Man kann nun die Werte für Höhe und

Breite für eine Anzahl von Stadien in ein Koordinatensystem eintragen[1]) und erhält so einen Linienzug, der das Höhen- und Breitenwachstum des Scheitels während eines Plastochrons wiedergibt.

Wichtig ist es gerade hier zu beachten, daß wir immer ein großes Plastochron ins Auge fassen, d. h. es ist der Zeitpunkt an den Anfang gestellt, in dem ein junges Blattpaar in der Schnittebene abgegliedert wird, und am Ende steht ein Kegel, in dem dieser Zustand in der gleichen Ebene wieder erreicht wird. Ein großes

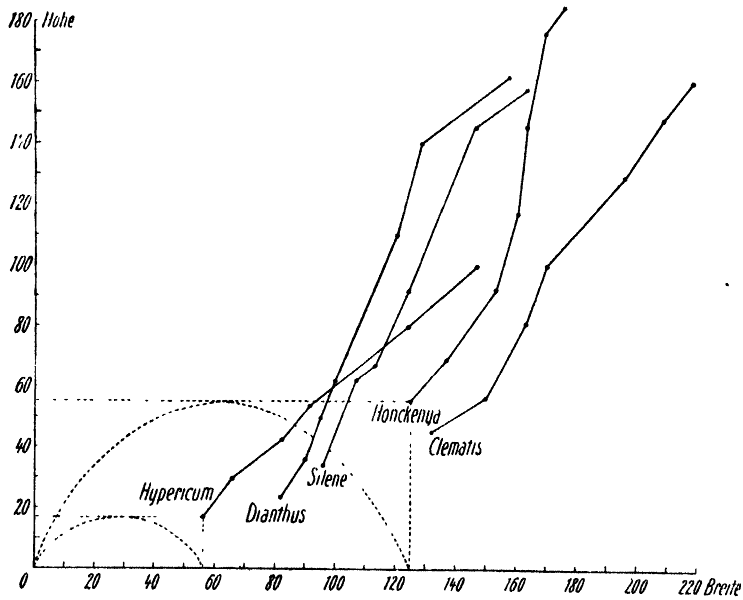


Fig. 28. Graphische Darstellung des Längen- und Breitenwachstums der Vegetationspunkte im Laufe eines Doppelplastochrons Vgl. Text. (Höhe u. Breite in μ)

Plastochron entspricht also bei dekussierter Blattstellung zwei kleinen, da ja die Abgliederung des Blattpaares in der Alternanzebene hier nicht berücksichtigt werden kann.

Aus unseren Kurven können folgende Tatsachen unmittelbar abgelesen werden:

1. In welchem Abstand vom Scheitelpunkt das jüngste Blattpaar angelegt wird, oder genauer: Welchen Abstand vom Scheitelpunkt die obere Grenze des jungen Blatthöckers hat;

---

[1]) Die Höhe wurde über dem Mittelpunkt der Verbindungslinie zwischen den jüngsten in der Zeichenebene gelegenen Blattachseln gemessen, die Breite des Kegel ist die Länge der Verbindungslinie zwischen den jüngsten Blattachseln.

ferner, wie breit der Kegel an dieser Stelle ist. Man gewinnt damit einen Überblick über die Maße des Minimalumrisses des freien Scheitelteiles. Das ist also der Rest des Urmeristems, der nach der Abgliederung eines neuen Blattpaares noch übrig ist (= Restkegel).

2. In welchem Verhältnis das Höhenwachstum zum Breitenwachstum des Kegels während eines Plastochrons steht; in welchem Maße also die Aufsteilung des Kegels während der einzelnen Phasen seines Formwechsels erfolgt.

3. Schließlich und vor allem ermöglicht es die Nebeneinanderzeichnung der Kurven, einen unmittelbaren Vergleich der angeführten Momente bei Kegeln von verschiedenen Pflanzen vorzunehmen, der weit anschaulicher und übersichtlicher ist als bei bloßen Tabellen.

Die Kurven können auch ein Kriterium für die Exaktheit der Plastochronbilder oder -zahlen bieten. Durch die Zusammenstellung mehrerer Kegel soll der typische Formwechsel eines Vegetationspunktes in verschiedenen Entwicklungsstadien wiedergegeben werden. Nun ist es ja nicht möglich, ein und denselben Kegel in verschiedenen Alterszuständen zu erfassen. Die Wiedergabe einer Vielzahl von Vegetationspunkten stellt also einen Notbehelf dar. Er würde aber gleichwohl völlig befriedigende Resultate ergeben, wenn jeder Sproßvegetationspunkt einer Pflanze genau so groß wäre, wie alle anderen im entsprechenden Stadium. Dies ist nun leider meist nicht der Fall. Es gibt kräftige und schwächliche Knospen und ihnen entsprechen in der Regel auch massigere oder schmächtigere Vegetationspunkte. Ist auch ihre Zellarchitektonik im Initialfeld trotzdem stets die gleiche, wie aus allen bisherigen Untersuchungen hervorgeht, so sind doch die Maßzahlen für Höhe und Breite bei den massigeren Kegeln natürlich etwas anders als bei den schmächtigeren. Man trägt dem freilich schon beim Fixieren der Knospen dadurch Rechnung, daß man annähernd gleichstarke wählt und die Extreme vermeidet. Trotzdem kann es vorkommen, daß ein Kegel, der, nach seiner Umrißform und nach der Größe der jüngsten Blätter zu urteilen, etwas jünger ist als ein anderer, doch den andern in der Breite oder in der Höhe oder in beiden Dimensionen übertrifft. Solche Kegel kann man dann natürlich nicht in die gleiche Plastochronreihe einordnen; man muß vielmehr jeden nächstälteren Kegel so auswählen, daß er in keiner Hinsicht geringere Ausmaße zeigt als der vorhergehende, weder in der Breite noch

in der Höhe. Die Kurve, deren Ordinaten die Scheitelhöhen und deren Abszissen die Breiten sind, darf sich also niemals zur Ordinaten- oder Abszissenachse zurückwenden, sie kann höchstens — im Grenzfalle — streckenweise parallel zu einer von ihnen verlaufen. Das würde dann besagen, daß entweder das Höhen- oder das Breitenwachstum in dieser Zeit völlig ruht und die andere Wachstumsrichtung allein herrscht. Um den Formwechsel eines Vegetationskegels möglichst exakt erfassen zu können, braucht man demnach unbedingt eine große Zahl von Schnittserien. Nur dann kann man erwarten, daß sich, von einem bestimmten Ausgangskegel aus, eine möglichst lückenlose Reihe von Kegeln zusammenstellen läßt, in der jeder weitere sich unmittelbar an das vorhergehende Entwicklungsstadium richtig anschließt.

Unter den in unserer Fig. 28 berücksichtigten Pflanzen setzt die Kurve für *Honckenya* in der größten Entfernung von der Abszissenachse ein. Das besagt, daß der „Restkegel", d. h. der freie Kegelteil, der im Augenblick der Blattausgliederung übrig bleibt, verhältnismäßig hoch ist. Oder vom Gesichtspunkt der Blattbildung aus gesehen: Der Blattbuckel tritt ziemlich tief aus der Flanke des Kegels hervor. Da sich der erste Punkt auch in großer Entfernung von der Ordinatenachse befindet, muß der Restkegel auch eine beachtliche Breite haben. Zunächst übertrifft das Höhenwachstum das Breitenwachstum des Kegels nur wenig, wie aus der Neigung der Kurve hervorgeht. Dann aber steilt sich die Kurve auf, d. h. das Höhenwachstum ist jetzt stark bevorzugt. Wir erkennen aus dieser Kurve auch, daß wir in Längsschnitten durch *Honckenya*-knospen eine große Zahl verhältnismäßig steiler Kegel vorfinden werden.

Die Kurven von *Dianthus* und *Silene* zeigen beide einen fast gleichmäßigen Verlauf und sind fast parallel. Bei *Silene* ist die Scheitelhöhe des Ausgangsstadiums größer, die Blattanlagen sind also etwas tiefer inseriert als bei Dianthus. Das Höhenwachstum übertrifft bei beiden das Breitenwachstum bedeutend. Der *Silene*-kegel ist im entsprechenden Entwicklungsstadium durchweg breiter als der von *Dianthus*, und der von *Honckenya* noch breiter als der von *Silene*.

Der von Anfang an breite *Clematiskegel* wächst zunächst mehr in die Breite als in die Höhe, zeigt dann eine beachtliche Bevorzugung des Höhenwachstums, kehrt aber in der zweiten Hälfte des Plastochrons zur Bevorzugung der Breitenausdehnung zurück.

Die Kurve von ***Hypericum uralum*** (vgl. ZIMMERMANN, S. 300)[1]) ist in ihrem Anfangspunkt beiden Koordinatenachsen näher als alle anderen Kurven. Der Restkegel ist also schmaler und niedriger als bei unseren vier Objekten. Das Verhältnis von Höhe und Breite bleibt während des ganzen Plastochrons fast ungeändert, wie sich aus der fast gleichbleibenden Neigung des Linienzuges unmittelbar ergibt.

Die drei Kurven, die den Formwechsel der Caryophyllaceenkegel veranschaulichen, sind sich verhältnismäßig ähnlich. Besonders auffällig ist dies bei *Silene* und *Dianthus*. Der *Honckenya*-kegel erreicht größere Ausmaße, besonders auch in der Höhe, und zeigt eine weniger gleichmäßige Entwicklung. — Die Kurven von *Clematis* und *Hypericum* weisen auf ein starkes Breitenwachstum dieser Kegel hin.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Kegelformen

Die vier untersuchten Objekte, die drei Caryophyllaceen *Honckenya peploides, Silene maritima, Dianthus caryophyllus* und die Ranunculacee *Clematis paniculata* zeigen sämtlich einen verhältnismäßig steilen Kegel, dessen Grundriß in allen Fällen kreisrund ist oder doch der Kreisform sehr nahe kommt.

2. Tunica und Corpus

Bei *Honckenya* und *Dianthus* finden sich zwei Tunicaschichten. Während sich bei *Honckenya* oft eine regelmäßige Corpuslage anschließt, ist eine solche bei *Dianthus* seltener gut ausgebildet. *Silene* hat drei Tunicaschichten, denen oft eine Corpuslage in sauberer Linienführung folgt.

Clematis zeigt zwei Tunicaschichten. Im Aufbau des Corpus treten mit besonderer Deutlichkeit die Mutterzellen der Knotenplatten in Erscheinung, die sich infolge ihrer veränderten Wachstumstendenz schon früh deutlich von den Zellen der jungen Internodien abheben.

3. Blattanlagen

Bei den untersuchten Caryophyllaceen werden die Blatthöcker anfangs fast horizontal aus den Kegelflanken vorgestoßen, erst dann

---

[1]) Da die Angaben ZIMMERMANNs über die Ausmaße des Vegetationspunktes von ***Hypericum uralum*** sehr genau sind, konnte ich sie bequem für meine Kurvendarstellung verwenden.

wachsen sie nach oben. Der Bauplan der Blattanlage ist in allen drei Fällen der gleiche. Die periklinen Teilungen, die die Blattbildung einleiten, erfolgen in der dritten Lage. Erst später setzt die perikline Teilungstendenz der zweiten Schicht entscheidend ein, wenngleich bisweilen vereinzelte vorgreifende (proleptische) Teilungen schon früher anzutreffen sind. Bei allen drei Arten stößt ein Zapfen, der aus der dritten Zellage von außen stammt (der Corpuslage bei *Honckenya* und *Dianthus*, der dritten Tunicaschicht bei *Silene*), in die Basis des Blatthöckers vor, der aber in den untersuchten jüngeren Stadien nicht weit über die Höhe der Blattachsel hinausreicht.

Bei *Clematis* spalten bei Beginn der Blattentwicklung Zellen der zweiten und der dritten Lage gleichzeitig auf. Die Vorwölbung des Höckers geschieht ähnlich wie bei den drei Caryophyllaceen. Wie weit der auch hier vorhandene Corpuszapfen in älteren Stadien vordringt, ließ sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Die Fiedern werden schon sehr früh angelegt.

4. Anlage der Achselknospen

Die Initialstockwerke der Seitenkegel leiten sich bei *Honckenya*, *Dianthus* und *Clematis* aus den entsprechenden des Hauptkegels ab: Aus Deszendenten der Initialen des ersten Stockwerkes im Hauptkegel bildet sich das Initialstockwerk der ersten Tunicaschicht des Nebenkegels, aus Abkömmlingen der Initialen der zweiten Tunicaschicht des Hauptkegels entstehen die Initialen der zweiten Tunicaschicht des Nebenkegels und aus Corpuszellen wird das Initialstockwerk des neuen Corpus gebildet. — Bei *Silene* gehen die erste und zweite Tunicaschicht des Nebenkegels in derselben Weise auf die erste und zweite Tunicaschicht des Hauptkegels zurück. Aus Abkömmlingen der dritten Tunicaschicht des Hauptkegels werden die Initialen der dritten Tunicaschicht und das Corpus im Nebenkegel gebildet, da die Abkömmlinge von T_3 in der Gegend der Blattachsel mindestens einmal periklin aufgespalten sind, noch ehe die Anlage der Achselknospe beginnt.

5. Graphische Darstellung des Formwechsels von Vegetationspunkten

Bisher hat man den Formwechsel eines VP. vom „Restkegel" an, der nach Ausgliederung eines Blatthöckers übrig bleibt, bis zur Anlage des nächsten Blatthöckers in der gleichen Ebene in der

Weise dargestellt, daß man Anfangs- und Endstadium und eine Anzahl dazwischenliegender Stadien neben oder — wie es in dieser Arbeit geschehen ist — übereinander gezeichnet hat. Danach kann man sich vom Verlauf des Formwechsels bei einer einzelnen Pflanzenart wohl ein ausreichendes Bild machen; doch erlaubt diese Darstellungsweise noch nicht einen übersichtlichen Vergleich der Formwechsel verschiedener Pflanzen.

Dafür wird in Kap. VII (vgl. Fig. 28) eine neue Methode der graphischen Darstellung mit gutem Erfolg erprobt. Der Formwechsel des VP. läßt sich für jede Art durch einen charakteristischen Kurvenzug wiedergeben, der 1. zeigt, wie breit und hoch der Restkegel ist, und 2. deutlich erkennen läßt, wie der Restkegel durch Breiten- und Höhenwachstum seine Masse ergänzt, bis er wieder so weit erstarkt ist, um ein neues Blattpaar in der gleichen Ebene ausgliedern zu können.

Die Arbeit ist auf Veranlassung von Herrn Prof. BUDER unter seiner ständigen Leitung ausgeführt worden. Ich bin ihm für mannigfachen Rat und weitgehende Hilfe zu Dank verpflichtet.

Schrifttum

E ASKENASY, 1880, Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensitat in wachsenden Teilen zu bestimmen. Verh. naturhist.-med. Ges. Heidelberg N. F. **2**, 70—153. — G. BITTER u. O. KIRCHNER, 1917, Ranunculaceae in: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas von KIRCHNER, LOEW und SCHRÖTER **2**, 81 ff. — J. BUDER, 1911, Studien an Laburnum Adami II. Zsch. f. Abst. u. Vererbungsl. **5**, 209—284. — Ders., 1928, Über den Bau des phanerogamen Vegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimarentheorie. Ber d deutsch. Bot. Ges. **46**, (20). — M. H. DOULIOT, 1890, Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. Ann. d. sciences nat., ser 7, Bot **11**, 283—350. — A. W. EICHLER, 1878, Blütendiagramme, Bd. II. Leipzig. — K. GOEBEL, 1933, Organographie der Pflanzen. 3 Aufl. III. Samenpflanzen. Jena. — J. HANSTEIN, 1868, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschr. d. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilkunde, 109—143. — K. HÄRTEL, 1937, Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lycopodien. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **25**, 125—168. — F. HERRIG, 1913, Beiträge zur Kenntnis der Blattentwicklung einiger phanerogamer Pflanzen. Diss. Berlin u. Flora **107** (1915) 327—350. — F. KLIEM, 1937, Vegetationspunkt und Blattanlage bei Avena sativa. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **25**, 281—310. — E. KORODY, 1937, Studien am Sproß-Vegetationspunkt von Abies concolor, Picea excelsa und Pinus montana. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **25**, 23—59. — F. LANGE, 1927, Vergleichende Untersuchung über die Blattentwicklung einiger Solanumchimären und ihrer Elternarten. Planta **3**, 181—282. — O. RENNER, 1936, Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von Sambucus, Veronica, Pelargonium, Spiraea, Chlorophytum. Flora **130**, 454. — W. RÜDIGER, 1939, Die Sproßvegetationspunkte einiger Monokotylen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen

26, 401—443. – P. RÖSLER, 1922, Histologische Studien am Vegetationspunkt von Triticum vulgare. Diss. Leipzig und Planta **5** (1928) 28—69. — M. VON SCHALSCHA-EHRENFELD, 1940, Sproßvegetationspunkt und Blattanlage bei einigen monokotylen Wasserpflanzen. Planta **31**, 448—477. — A. SCHMIDT, 1921, Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Diss. Leipzig und Bot. Arch. **8** (1924) 345—404. — O. SCHÜEPP, 1914, Wachstum und Formwechsel des Sproßvegetationspunktes der Angiospermen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. **32**, 328. — Ders., 1916, Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. Jahrb. f. wiss. Bot. **57**, 17—77. — Ders., 1923, Wachstumsmessungen an Knospen und Vegetationspunkten. Verh. d. naturf. Ges. Basel **34**, 41—68. — Ders., 1926, Meristeme, im Handbuch der Pflanzenanatomie von LINSBAUER. Berlin. – S. SCHWENDENER, 1879, Über das Scheitelwachstum mit mehreren Scheitelzellen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, S. 162 ff. — W. A. ZIMMERMANN, 1928, Histologische Studien am Vegetationspunkt von Hypericum uralum. Jahrb. f. wiss. Bot. **68**, 289—344.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle)

Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter

Von Bernhard Kaussmann

Mit 49 Textfiguren

Inhaltsübersicht

Einleitung

Motto:

Es mag eine Pflanze sprossen, blühen oder Früchte bringen, so sind es doch immer nur dieselben Organe, welche in vielfältigen Bestimmungen und unter oft veränderten Gestalten die Vorschrift der Natur erfullen.

GOETHE (1790)

Mit der Morphologie der Blütenorgane haben sich in den letzten zwei Jahrhunderten viele namhafte Forscher beschäftigt. Wie auf allen anderen Gebieten der Botanik gingen auch hier die Meinungen stark auseinander. Bewundernswert ist es, wie viele der älteren Forscher zu sehr guten und exakten Ergebnissen gelangten, trotzdem die Untersuchungsmethoden bei weitem nicht so vollkommen waren wie heute.

Die älteste und bestfundierte Anschauung über die Natur der Blütenorgane ist die Foliartheorie, die von C. F. Wolff (1764), Goethe (1790) und A. P. de Candolle (1814 und 1828) begründet wurde. Sie besagt, daß alle Blütenorgane durch die Metamorphose von Blattorganen entstanden seien, d. h. also „daß die Blütenteile nichts anderes sind als modifizierte oder veränderte Blätter" (Wolff, 1764). Der Foliartheorie schlossen sich viele Forscher an, so Roeper (1824), Robert Brown (1826), C. H. Schultz (1828), G. W. Bischhoff (1834), Hugo von Mohl (1845), Goebel (1884), Troll (1928) u. a. m. Doch hat es auch nicht an gegensätzlichen Auffassungen gefehlt.

So ist C. A. Agardh (1831) der Ansicht, daß die Blütenteile als heterogene Organe zu betrachten seien. Die Blumenblätter sieht er als Deckblätter an, die dicht aneinander sitzen. Die Staubblätter erklärt er aber als „reduzierte Blumenstiele", ist also wohl der Ansicht, daß es sich um Seitensprosse in den Achseln der Blumenblätter handle und die Blüte im ganzen eine Infloreszenz (Pseudanthium) darstelle. Veranlassung zu dieser Deutung gab vermutlich das stielähnliche Aussehen der meisten Stamina, das sich freilich anders erklärt, als hier angenommen wird. Endlicher (1832) schließt sich Agardhs Anschauung an. Auch er hält die Antheren für Achsengebilde mit zwei opponierten Blättern, deren Mittelrippen an die Achse gewachsen sind. Ihre Ränder rollten sich nach außen um und wüchsen mit ihrer eigenen Mittelrippe zusammen. Die Blumenblätter hält er für Seitenorgane, die „phyllodienähnlich" sind. Damals gebrauchte man den Ausdruck Phyllodium an Stelle von Phyllocladium. Also werden hier die Blumenblätter ebenfalls als Sprosse angesehen. Auch R. Wettstein (1911) ist hier zu nennen, der in seiner Pseudanthientheorie annimmt, daß die Angiospermenblüte von einem Blütenstand abzuleiten sei. Insbesondere entsprechen seiner Meinung nach die Stamina einem ganzen Sproß, nämlich einer reduzierten männlichen Blüte vom *Ephedra*- oder *Gnetum*-Typ.

Auch in neuester Zeit wieder haben einige Forscher die Blattnatur der Blütenorgane geleugnet, so vor allen Thomas (1931), Thompson (1929) und Grégoire (1931, 1935, 1939). Auf histogenetischer Grundlage will man die traditionelle, klassische Auffassung über die Natur der Blütenorgane in Frage stellen. Während nun die beiden erstgenannten Forscher allein die Blattnatur der Karpelle bestreiten, dehnt Grégoire seine Anschauung auch auf die anderen Blütenorgane aus. Er lehnt die Homologien zwischen

Laubblättern und Blütenorganen vollständig ab und betrachtet letztere als Organe sui generis. Er sagt: „Les organes floraux ne sont donc pas homologues des feuilles; l'„axe floral" — ou, mieux, le réceptacle floral, — n'est pas homologue d'un axe végétatif. La fleur est, dans chacune de ses parties, une formation autonome[1]) une formation sui generis. La théorie de la métamorphose ne s'applique aucunement à la fleur." Seiner Meinung nach besteht die Blütenspitze (cône floral) aus einer einfachen parenchymatischen „Stütze", die von einem oberflächlichen Meristem eingehüllt wird, welches sämtliche Blütenorgane formt, aber keinerlei „Blattgrundgewebe" produziert. Die Staubblätter werden aus unbedeutenden „Höckern" gebildet, sie sind zylindrisch und weisen radiären Bau auf. Ferner kommt er auf die epipeltaten Staubblätter zu sprechen. Ein Schild- oder Schlauchblatt entstehe durch Abflachung des Blattprimordiums und das Randwachstum bilde die Gesamtfläche aus. Nichts ähnliches könne man aber bei den peltaten Staubblättern feststellen. Ein Randwachstum sei nicht zu finden. Die dorsifixe Insertion der Anthere käme einfach dadurch zustande, daß sich von der Spitze des Primordiums aus die Pollensäcke abwärts verlängerten und der Zuwachs des Konnektivs mitwirke.

Gegen diese Auffassungen haben sich aber schon TROLL (54, 55) und SPROTTE (46) gewendet. SPROTTE hat die Karpelle untersucht und für sie auf vergleichend-histogenetischem Wege gezeigt, daß sie sich in ihrer Anlegung, in ihrer Längen-, Breiten- und Dickenentwicklung ebenso verhalten wie Laubblätter.

Die vorliegende Arbeit nun, die von Herrn Prof. Dr. WILHELM TROLL angeregt und unter seiner Leitung ausgeführt wurde, hat die Aufgabe, auf demselben Wege, aber vermehrt um vergleichend-morphologische Betrachtungen über die Nervatur bei Kelch-, Blumen- und Staubblättern, die Anschauungen GRÉGOIRES, daß die Perianth- und Staubblätter Organe sui generis seien, zu entkräften[2]).

[1]) Sperrung von mir. K.

[2]) Zur Untersuchungsmethode ist zu sagen, daß die Objekte mit NAWASCHINschem oder JUELschem Fixierungsgemisch behandelt wurden. Bei der Auswahl wurden statt der Einzelblüten vielfach Blütenstände genommen, da man auf diese Weise leicht junge und erwachsene Stadien findet, jedoch auch oft Einzelblüten geschnitten. Die Dicke der Mikrotomschnitte (langs und quer) betrug 7,5—12 μ (meist jedoch 10 μ). Zur Färbung eigneten sich am besten Safranin und Eisenhaematoxylin (n. Heidenhain). Das Material für die Nervaturstudien wurde in 70% Alkohol fixiert und für die Untersuchungen mit Chloralhydrat oder Kalilauge aufgehellt.

Sie soll damit einen Beitrag liefern zur Befestigung der von C. F. Wolff, Goethe und A. P. de Candolle begründeten Foliartheorie der Blütenorgane.

Bemerkungen zu den Abbildungen

Wenn im Abbildungstext nicht besonders erwähnt, bedeuten:

S	= subepidermale Spitzenzelle	X	= Xylem
S'	= epidermale Spitzenzelle	Vm	= Ventralmeristem
R	= subepidermale Randzelle	S_1, S_2	... Segmente einer zweischneidigen Randzelle
R'	= epidermale Randzelle	Q	= Querzone
pc	= Leitbündelanlagen	m	= Medianus
s	= Sepala	l_1, l_2	... primäre Längsnerven
p	= Petala	s_1, s_2	... sekundäre Längsnerven bzw. Seitennerven
a	= Staubblätter	i	= Kommissuralnerven
l	= deren Lokulamente		
P_1, P_2	... periklinale Teilungen		

Allgemein sei noch bemerkt, daß die Segmente von Rand- und Spitzenzellen bzw. die den Segmentierungsrhythmen entsprechenden Zellgruppen in den Figuren durch stärkere Umrandung besonders hervorgehoben sind.

Spezieller Teil

I. Kapitel

Allgemeines über Blattwachstum

Bei der Entwicklung der Blattorgane, insbesondere der Laubblätter haben wir ein Längen-, Breiten- und Dickenwachstum zu unterscheiden. Das Längenwachstum, das der Entwicklung in die Breite und Dicke vorangeht, erfolgt anfangs stets an der Spitze. Doch wird dieses Spitzenwachstum bei den Samenpflanzen gewöhnlich früh durch interkalares Wachstum abgelöst.

Die Breitenentwicklung geht allgemein von den Blatträndern aus und erreicht ihre größten Ausmaße im Bereich der Spreite und vielfach auch des Blattgrundes. Die Regel ist, daß es von einer Reihe subepidermaler Randzellen besorgt wird. Gegen das Ende des Breitenwachstums wird es häufig von einem epidermalen Randwachstum abgelöst, das sich besonders an den Rändern des Blattgrundes stark geltend macht und dort breite, durch Chlorophyllosigkeit ausgezeichnete Hautsäume herzustellen vermag. Weitgehend unterdrückt ist das Randwachstum im Bereich des Blattstieles, der gerade diesem Umstand seine charakteristische Gestalt verdankt.

Auch das Spitzenwachstum nimmt von subepidermalen Zellen seinen Ausgang. Die beiden Randzellreihen der Spreite stehen näm-

lich an der Blattspitze durch subepidermale Zellelemente, vielfach wohl durch eine einzige subepidermale Spitzenzelle, miteinander in Verbindung. Und deren gesteigerte Segmentierung ist es, welche bewirkt, daß das Längenwachstum des Blattes am Beginn von dessen Entwicklung dem Wachstum in die Breite meist erheblich vorauseilt. Es gibt aber sicher auch Beispiele dafür, daß sich das Randwachstum gleichmäßig über die Spitzenregion hinweg geltend macht, also ausgezeichnete Spitzeninitialen fehlen. Die Laubblätter müssen daraufhin erst noch untersucht werden. Bei den Blumenblättern ist, wie schon der äußere Anschein lehrt, dasselbe Verhalten weithin sogar die Regel.

Was endlich das Dickenwachstum anlangt, so findet es hauptsächlich in den axilen Teilen des Blattes, also in der Mittelrippe der Lamina und im Stiel statt, von wo es sich auch auf den medianen Teil des Blattgrundes erstreckt. Für den Verdickungsprozeß ist ein adaxiales Meristem verantwortlich zu machen, das von Bouygues (5), Deinega (12), Noack (31), Schwarz (43), Foster (15) und neuerdings von Troll (53, **2**, S. 1005) studiert worden ist, welch letzterer es als Ventralmeristem bezeichnet hat.

Über die Anlegung der Blattprimordien am Vegetationspunkt herrscht noch keine volle Klarheit. Fest steht nur so viel, daß die Anlagen meistens aus dem von Schmidt (41, S. 352) unter dem Namen „Tunika" zusammengefaßten peripheren Gewebeschichten des Achsenscheitels hervorgehen. Nach Herrigs Untersuchungen (24) hatte es den Anschein, als ob im wesentlichen Dermatogen und subepidermale Zellschicht am Aufbau der Primordien beteiligt seien. Herrig hat aber in *Honckenya* auch bereits ein Beispiel für Teilnahme der dritten Tunikaschicht aufgefunden. Über die weitere Entwicklung der Anlagen hat er sich aber nicht ausgelassen. Dies tat erst Noack (31), der seinen Untersuchungen *Pelargonium zonale* zugrunde legte und zu dem Schluß kam, daß es allein dermatogene und subepidermale Schichten sind, die den Blatthöcker konstruieren. Dessen weiteres Wachstum wird aber fast ausschließlich von der subepidermalen Schicht besorgt, die insbesondere die das Spitzenwachstum und Randwachstum unterhaltenden marginalen Zellreihen liefert. Doch verhalten sich hierin nicht alle Pflanzen gleich, worauf, zum Teil wenigstens, die verschiedenen Angaben zurückgehen, die in der Literatur über diesen Punkt angetroffen werden. Eine kritische Übersicht, die die Grundlagen für den Vergleich zwischen Blütenorganen und Laubblättern klarlegen soll, wird deshalb am Platze sein.

Zuerst haben zu Noacks Untersuchungen Baur (3), Claussen (9) und von Wettstein (56) Stellung genommen. Während Baur sich gegen Noack wendete und der Ansicht war, daß der entwicklungsgeschichtliche Weg überhaupt ungeeignet sei, um über die Zahl der am Aufbau des Blattes beteiligten Schichten der Tunika Aufschluß zu erlangen, erkannten Claussen und von Wettstein Noacks Befunde an, mit denen auch die Ergebnisse Renners (36), Fosters (15) und Averys (2) im Einklang stehen, die übereinstimmend darauf hinweisen, daß bei der Ausbildung der Blattspreite subepidermale Randzellen tätig sind. Dies geht auch unzweideutig aus den Abbildungen Pottiers (34) über die Histogenese von Monokotylenblättern hervor, die zudem auch die Tätigkeit subepidermaler Spitzenzellen erkennen lassen.

Daran, daß am Längen- und Breitenwachstum der Laubblätter die aus der zweiten Tunikaschicht sich herleitenden subepidemalen Spitzen- und Randzellen in überwiegendem Maße beteiligt sind, kann heute nicht mehr gezweifelt werden. Diese Feststellung schließt jedoch nicht aus, daß auch Derivate des zentralen Gewebes, zum mindesten der dritten Tunikaschicht, Material zum Aufbau der Blattprimordien beisteuern. Solches hat ja schon Herrig für *Honckenya* festgestellt. Ähnliche Angaben finden sich in den neueren Arbeiten von Krumbholz (26), Lange (27), Zimmermann (60) und Schwarz (43), auf die hier noch im einzelnen kurz eingegangen werden soll.

Krumbholz hat zu seinen Untersuchungen *Oenothera* und *Pelargonium* herangezogen. Was *Pelargonium zonale* „Distinction" anlangt, so schließt er sich ganz Noack an. Die Varietät „Mme Salleray" dagegen soll sich insofern abweichend verhalten, als auch die zentralen Schichten an der Konstitution des Blattprimordiums teilnehmen. Textfigur 20 macht jedoch den Eindruck, als wäre bereits eine Spitzenzelle subepidermaler Art tätig, von der die vermeintlichen Derivate der inneren Tunikazellen sich ableiten. Bei *Oenothera* ist an der Bildung der Primordien sicher die dritte Tunikaschicht beteiligt, namentlich am Beginn der Entwicklung, wo die subepidermale Schicht nur Antiklinalen aufweist. Bald treten aber auch in ihr tangentiale Teilungen auf, und diese sind es, welche das Zellmaterial abgliedern, das nunmehr fast den ganzen Blatthöcker aufbaut. Textfigur 8 läßt bereits eine deutliche Spitzenzelle erkennen, die offenbar früh das Längenwachstum einleitet. Auch für die Breitenentwicklung dürfte gelten, daß der Hauptanteil daran der subepidermalen Schicht zukommt. Zwar nimmt

Krumbholz für die Mesophyllbildung an, daß in sie auch das innere Gewebe eingeht. Er beruft sich dabei auf Textfigur 11e und schreibt die beiden dort in der dritten Tunikaschicht (an den Rändern) sichtbaren Teilungen dem Zentralgewebe zu. Näher liegt jedoch die Auffassung, daß wir es in den betreffenden Zellen mit in Weiterteilung begriffenen Abkömmlingen der subepidermalen Schicht zu tun haben.

Nach Lange soll die zweite Tunikaschicht (subepidermale Schicht) zum mindesten am Aufbau der Primordien nicht beteiligt sein. Er findet bei seinen Untersuchungen an *Solanum*-Chimären, daß die Blattanlegung am Vegetationspunkt von Teilungen in der dritten und vierten Lage der Tunika eingeleitet werde. Nur die dritte Schicht soll aber in das Primordium hineinwachsen, das im übrigen vom Dermatogen und der nur antiklinal erweiterten subepidermalen Schicht hergestellt wird. Betrachten wir zunächst *S. Gaertnerianum.* Zu einem vollen Verständnis der von Lange wiedergegebenen Figuren fehlen leider die zur Alters- und Größenbeurteilung wichtigen Übersichtsbilder über die verwendeten Vegetationspunkte. Es hat aber den Anschein, als würden die Teilungen, in denen Lange die vorbereitenden Schritte zur Blattbildung erblickt, nicht direkt mit dieser sondern mit Prozessen zusammenhängen, die sich am Übergang von der Minimal- zur Maximalfläche des Vegetationspunktes im Achsengewebe selbst und rings um den Scheitel abspielen. In Abb. 3 etwa sind in den Zellen der dritten und vierten Schicht solche Teilungen zu sehen. Die Auffassung, daß die dritte Tunikaschicht an der Phyllogenese teilnimmt, mag immerhin als richtig gelten. Weiterhin wird auch hier die subepidermale Schicht die Führung übernehmen. Darauf läßt die Analyse von Abb. 11 ff. schließen, in denen die subepidermale Schicht wahrscheinlich bereits tangentiale Teilungen erfahren und eine Zelle das Spitzenwachstum übernommen hat. Die Abgrenzung der Schichten durch Lange erscheint jedenfalls in hohem Grade willkürlich. Dasselbe gilt für *S. proteus,* wo allerdings selbst nach Lange in Ausnahmefällen der Spitzenteil von der subepidermalen Schicht aus entsteht. Auch bei *S. nigrum* läßt sich die Wirkung der subepidermalen Schicht aus Abb. 71 bis 75 ablesen (Abb. 74 und 75 zeigen die Derivate einer subepidermalen Spitzenzelle, Abb. 72 ist offenbar schief geschnitten, da Zellspitzen von tieferliegenden Zellen getroffen sind). Von *S. lycopersicum* und *S. Koelreuterianum* sind nur ganz junge Stadien der Entwicklung wiedergegeben, so daß bündige Schlüsse nicht gezogen werden können.

Was endlich *S. tübingense* anlangt, so zeigt es auf den ersten Stadien der Blattbildung in Abb. 90, wo LANGE allerdings den genetischen Zusammenhang nicht mehr zu erkennen glaubt, eine Verdoppelung der subepidermalen Schicht. Und in Abb. 91 b und 92 befindet sich die subepidermale Spitzenzelle bereits in voller Tätigkeit. Die Ansicht LANGES, daß die zweite Schicht an der Konstitution der Blatthöcker nicht beteiligt sei, hat also wenig Wahr-

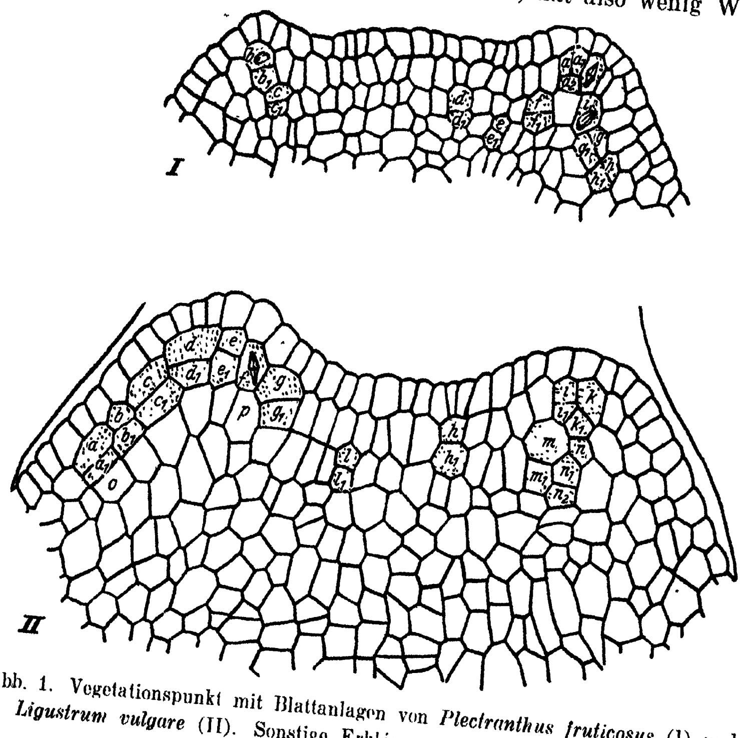


Abb. 1. Vegetationspunkt mit Blattanlagen von *Plectranthus fruticosus* (I) und *Ligustrum vulgare* (II). Sonstige Erklärungen im Text. Nach SCHWARZ

scheinlichkeit für sich. Und was schließlich die Vorgänge bei der Spreitenbildung anlangt, so sieht auch LANGE sich gezwungen, der Auffassung NOACKS zuzustimmen, freilich mit dem einschränkenden Hinweis darauf, daß eine restlose Klarheit über den Anteil der verschiedenen Gewebe nich zu erlangen sei.

Nach ZIMMERMANNS Studien über die Blattentwicklung von *Hypericum uralum* beteiligt sich bei dieser Pflanze am Aufbau der Primordien neben dem Dermatogen und der subepidermalen Zellschicht noch die dritte Tunikaschicht. Auf letztere wird aber wohl ein zu hohes Gewicht gelegt. Auch erscheinen ihre Derivate ziemlich

willkürlich abgegrenzt. Bei näherer Betrachtung z. B. der Figuren 21, 23 und 24 sowie 30 bis 43 ist auch eine andere Deutung möglich, die nämlich, daß das fragliche Zellenmaterial von der subepidermalen Lage abstammt und sich von der Tätigkeit von Rand- bzw. Spitzenzellen herleitet. Die wenigen in der Arbeit enthaltenen Querschnittbilder zeigen recht deutliche Randzellen.

Die Untersuchungen von SCHWARZ an *Plectranthus fruticosus* und *Ligustrum vulgare* bringen eine Bestätigung für den starken Anteil, den die subepidermale Schicht des Vegetationskegels am Wachstum der Blattprimordien nimmt, der gegenüber die dritte Tunikaschicht nur in den ersten Anfängen der Blattanlegung eine gewisse Rolle spielt. Da diese Befunde auch auf die Angaben von LANGE und ZIMMERMANN Licht zu werfen vermögen, so sollen sie an Hand von Abb. 1 und Abb. 2 etwas ausführlicher besprochen werden. In Abb. 1 I ist ein Vegetationspunkt von *Plectranthus fruticosus* zur Zeit der Anlegung von zwei Blattprimordien wiedergegeben. Vor allem sind in der subepidermalen Schicht Teilungen zu erkennen. Es handelt sich besonders um die Zellkomplexe a und b. Auch in der dritten Schicht sind perikline Wände aufgetreten (Zellkomplexe *c*—*i*). Daß diesen Teilungen für die Primordienbildung aber höchstens sekundäre Bedeutung zukommt, geht daraus hervor, daß sie sich über die gesamte dritte Schicht erstrecken, also nicht auf die Orte beschränkt sind, an denen die Blattanlegung stattfindet. Ähnlich verhält sich der Vegetationspunkt von *Ligustrum vulgare* in Abb. 1 II mit Periklinalteilungen in der zweiten (Zellgruppen *a*—*k*) und auch der dritten Tunikaschicht. Letzterer gehören die Zellgruppen *l*—*n* an, die aber an der Blattbildung nicht eigentlich teilnehmen. Einen zusammenfassenden Überblick geben die von SCHWARZ entworfenen schematischen Dar-

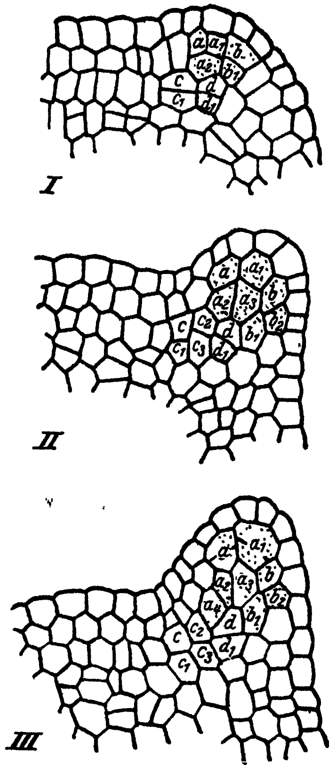


Abb. 2. Wachstum der Blattprimordien. Sonstige Erklarung im Text Nach SCHWARZ

stellungen in Abb. 2. Davon zeigt I in den Zellgruppen (a, a_1, a_2) und (b, b_1) die frühzeitige Aufteilung der subepidermalen Zellschicht im Bereich der späteren Blattanlage. Auch in der dritten Tunikaschicht sind periklinale Teilungen aufgetreten, wozu man die Zellgruppen (c, c_1) und (d, d_1) vergleiche. Der weitere Verlauf ist nun der, daß die von der subepidermalen Schicht nach innen abgegebenen Zellen den Derivaten von c und d angelagert werden (II). In III haben sie sich ganz der dritten Tunikaschicht eingefügt und täuschen so eine Fortsetzung derselben in das embryonale Mesophyll hinein vor. Im übrigen haben wir es in der Zelle a_1 in III wahrscheinlich schon mit der das Spitzenwachstum besorgenden Initiale zu tun.

Im ganzen gesehen werden also durch die neueren blatthistogenetischen Arbeiten die älteren, von Herrig erzielten Ergebnisse bestätigt, nach denen vorzüglich die subepidermale Schicht die Blattprimordien aufbaut, sowie sie auch weiterhin beim Blattwachstum von entscheidender Bedeutung ist. Daß es, namentlich bei Pflanzen mit sehr ansehnlichen Blättern, auch Beispiele für stärkere Beteiligung der inneren Tunikazellen gibt, ist kaum zu bezweifeln. Die Spreitenbildung und überhaupt Flächenentwicklung des Gesamtorgans beruht aber auch bei ihnen auf der Tätigkeit der subepidermalen Schicht, welche die Rand- und Spitzenzellen liefert.

Wir haben hier die Frage zu stellen, ob die für die vegetativen Blattorgane gewonnenen Regeln auch für die Blütenorgane gelten, von denen uns, nachdem die Karpelle bereits von Sprotte behandelt worden sind, insbesondere die Perianth-, Kelch-, Blumen- und Staubblätter angehen. In die histogenetischen Untersuchungen sollen auch die Nervaturverhältnisse der genannten Organe einbezogen werden, weil sie aufs engste mit der Wachstumsgeschichte zusammenhängen und deshalb wertvolle Hinweise auf die Wachstumsverteilung zu geben vermögen.

II. Kapitel

Wachstumsverteilung in Kelch-, Blumen- und Staubblättern

Die nachfolgende Darstellung beruht auf der Schilderung von Einzelbeispielen, an denen nacheinander die Kelch-, Blumen- und Staubblätter behandelt werden. Und zwar soll zunächst die Längenentwicklung, sodann die Breiten- und Dickenentwicklung und schließlich das Flächenwachstum besprochen werden.

Histogenetische Angaben sind in der Literatur bisher nur über die Kelchblätter, insbesondere deren Längenwachstum, zu finden. So erwähnt Krumbholz (26) für *Oenothera*, daß sich bei ihr die Kelchblätter ebenso verhielten wie die Laubblätter, weswegen auf Textfigur 15 verwiesen sei, welche erkennen läßt, daß das Längenwachstum der Kelchblätter auf der Aktivität einer subepidermalen Spitzenzelle beruht. Sonst sind nur noch die älteren Untersuchungen Lunds (28) über den Kelch (Pappus) der Compositenblüte zu nennen, zu deren Verständnis aber das Verhalten „normaler" Kelchblätter vorausgesetzt werden muß. Nach Lunds Befunden erfolgt auch das Längenwachstum der Pappusborsten z. B. von *Cirsium*-Arten mit subepidermaler Spitzenzelle. Aber auch im Dermatogen ist eine besondere Spitzeninitiale vorhanden, auf die gegen Schluß der Entwicklung sogar die embryonale Tätigkeit ausschließlich übergeht. Die Ausbildung einer besonderen Initiale im Dermatogen hängt natürlich mit der haarartigen Zuspitzung der Pappusborsten zusammen. Die Verhältnisse erinnern an das Wachstum der Zipfel der *Ceratophyllum*-Blätter, worüber man die Angaben bei Troll (53, S. 990) vergleiche.

Bei der Längenentwicklung der Kelch-, Blumen- und Staubblattanlagen findet gleichzeitig ein Breiten- und Dickenwachstum statt. Im Breitenwachstum herrscht histogenetisch gesehen völlige Übereinstimmung mit dem Spitzenwachstum. Ebenfalls ist hier die Tätigkeit subepidermaler Randzellen für den Wachstumsvorgang verantwortlich zu machen. Ja man kann die Spitzenzelle geradezu als eine apikal gelegene Randzelle ansprechen, wenn eine ausgezeichnete Spitzeninitiale nicht überhaupt fehlt und die beiden Randzellreihen in der Spitzenregion unmittelbar ineinander übergehen. Das Dickenwachstum erreicht seine größten Ausmaße bei den Staubblättern. Anfangs trägt es einen mehr diffusen Charakter; in den axilen Teilen dagegen wird später zuweilen ein typisches Ventralmeristem ausgebildet.

1. Längenentwicklung

a) *Cleome gigantea* (*Capparidaceae*). Was zunächst den Kelch anlangt, so zeigt hier infolge der Blütendorsiventralität jede Blüte Kelchblätter in verschiedenen Entwicklungsstadien (Abb. 3 I—III). Darauf hat schon Payer (32) hingewiesen. Mediane Längsschnitte durch junge Kelchblätter sind in Abb. 3 IV—VI zu sehen. In IV beginnt sich die Kelchblattanlage gerade vom Blütenvegetationspunkt abzuheben, wie auch aus dem Gesamtbild I zu

ersehen ist (Anlage punktiert). Die subepidermale Schicht bildet unter- und oberhalb des Primordiums eine einfache Lage, ihre Zellen nehmen in Richtung der Kelchblattanlage an Größe zu und teilen sich unmittelbar an der Stelle, wo der Höcker entsteht, tangential auf. Die dick umrandeten Zellgruppen a_1—a_3 veranschaulichen diese Aufteilungen. Die äußere Zelle von a_3 zeigt eine Telophase, welche eine antiklinale Teilung einleitet. Auch die dritte

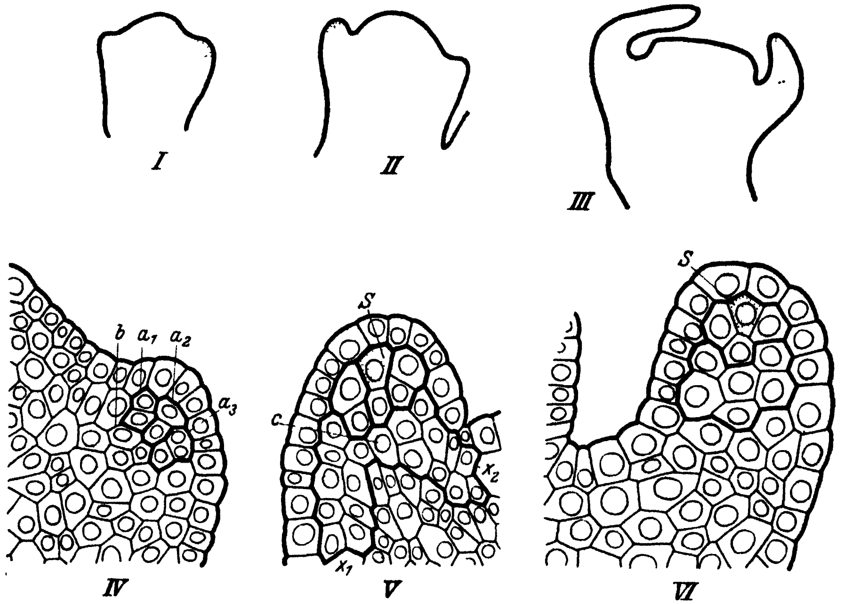


Abb. 3. *Cleome gigantea*, Anlegung und Spitzenentwicklung der Kelchblätter. I—III Übersichtsbilder. IV—VI Mediane Langsschnitte durch verschieden alte Stadien

Tunikaschicht spaltet in b auf, jedoch ist die Hervorwölbung der Kelchblattanlage wohl allein auf die Teilungsvorgänge in der subepidermalen Schicht zurückzuführen. Auf einem etwas älteren Stadium (Abb. 3 V) hat sich die subepidermale Zellage von x_1—x_2 periklinal aufgeteilt, und die apikal gelegenen Zellen haben an Größe zugenommen. Die Herkunft der Zelle c ist nicht ganz sicher zu bestimmen. Sie kann von der recht gelegenen subepidermalen Reihe herstammen, aber auch von den stark umrandeten apikalen Zellen abgegeben worden sein. Die gesamte Blattanlage wird von Abkömmlingen der zweiten Tunikaschicht aufgebaut. Derivate der dritten Schicht dringen nur unwesentlich in den Kelchblatthöcker ein. Aus der langgestreckten Form und der einheitlichen Ausrichtung

dieser Zellen kann man schließen, daß es sich bereits um die erste Leitbündelanlage handelt. Wenn man sich nun vorstellt, daß die punktierte Zelle *S* in V durch eine periklinale Wand in zwei Zellen zerfällt und die obere der beiden so entstandenen Zellen durch zwei Antiklinalwände geteilt wird, so gelangen wir zu VI. Hier ist eine deutliche Spitzenzelle (*S*) vorhanden, die für die weitere Längenentwicklung des Primordiums verantwortlich zu machen ist und

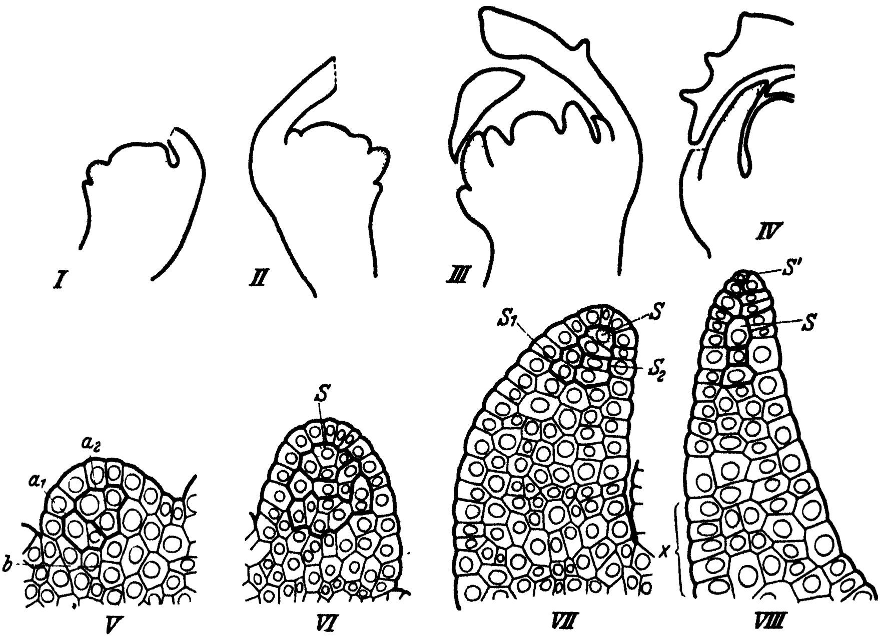


Abb. 4. *Cleome gigantea*, Anlegung und Spitzenentwicklung der Blumenblätter. I—IV Übersichtsbilder. V—VIII Mediane Langsschnitte durch verschieden alte Stadien

den gleichen Aufteilungsmodus, wie ihn Noack (31) für das Laubblatt von *Pelargonium* schildert, veranschaulicht. Die gut erkennbaren Derivate dieser Initialzelle, welche eine weitere Aufspaltung erfahren, sind stark umrissen. Die Epidermis folgt diesem Verlängerungsprozeß durch dauernde, antiklinale Aufteilungen.

Wir kommen nun zur Betrachtung der B l u m e n b l ä t t e r. In Abb. 4 V (Übersichtsbild in I) hat die subepidermale Initialschicht soeben durch Bildung tangentialer Wände eine Verdoppelung erfahren. Die Zellkomplexe a_1 und a_2 sind entstanden. Die dritte Tunikaschicht ist in b aufgespalten, spielt aber bei der Hervorwölbung des Blumenblatthöckers nur eine geringe Rolle. Sehr bald be-

ginnt eine Scheitelzelle nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus[1]) ihre Tätigkeit, wie eine etwas ältere Anlage in VI (Übersicht in II) anzeigt. Die Apicalzelle S ist durch Punktierung hervorgehoben. Ihre Derivate sind gemäß den Segmentierungsrhytmen stark umrandet. Nach relativ kurzer Zeit übernimmt eine zweischneidige Scheitelzelle das Spitzenwachstum. Eine solche hat in Abb. 4 VII zwei Segmente (S_1 und S_2) abgegeben, die bereits wiederum aufgeteilt sind. In VIII (Übersicht in IV) hielt ihre Tätigkeit bedeutend länger an. Es ist das gesamte Mesophyll von ihr aufgebaut worden, wobei Periklinalteilungen nur in den Zellen bei x erfolgten. Gegen Ende des subepidermalen Spitzenwachstums tritt eine einschneidige Scheitelzelle auf (in VII und VIII mit S bezeichnet), die nur wenige Segmente nach innen abgibt. Interessant ist, daß nach Beendigung des subepidermalen Spitzenwachstums eine epidermale Scheitelzelle (S in VIII), die zweischneidig segmentiert, noch eine Weile die Spitzenentwicklung fortsetzt und einen schmalen epidermalen Saum ausbildet. Nach Einstellung ihrer Tätigkeit ist die Spitzenentwicklung des Blumenblattes von *Cleome* beendet. Die weitere Verlängerung bleibt den Streckungsvorgängen und interkalaren Entwicklungen vorbehalten. Vergleichen wir die Längenausbildung mit der des Kelches, so läßt sich grundsätzliche Übereinstimmung feststellen.

Junge Staubblattanlagen sind in Abb. 5 dargestellt. Ein Längsschnitt durch den sich eben differenzierenden Höcker (in I punktiert) ist in IV zu sehen. Auch hier ist die subepidermale Lage periklinal aufgeteilt. Die Verdoppelungsprodukte a_1—a_6 zeigen dieselben Verhältnisse, wie sie bei Kelch- und Kronblättern aufgefunden wurden. Von der Ausbildung einer Spitzenzelle gibt V (Übersicht in II) Kenntnis. In dem mittleren Zellkomplex ist zuerst eine Periklinalwand aufgetreten, danach folgten die beiden Antiklinalwände, und die Zelle S sorgt für das weitere Längenwachstum der Staubblattanlage. Eine Telophase in der unteren Zelle bezeichnet die Lage einer neuen Zellwand. Vergleichen wir V mit dem Schema Abb. 2 II, so tritt die volle Übereinstimmung mit der Differenzierung eines Laubblattprimordiums zutage. Die bei der tangentialen Teilung der subepidermalen Lage abgegebenen Zellen sind nach innen verdrängt worden und fügen sich langsam in die dritte

[1]) Unter dem Periklinal-Antiklinal-Typus wird in Übereinstimmung mit TROLL (55) weiterhin der von NOACK (31) geschilderte Aufteilungsmodus der Rand- und Spitzenzellen verstanden. Daneben kommt Segmentierung nach Art zweischneidiger Scheitelzellen vor (Typus der zweischneidigen Segmentierung).

Tunikaschicht ein. Bei oberflächlicher Betrachtung gelangt man zu der Ansicht, daß ein Zapfen der unteren Schichten in das Primordium eindringe und die subepidermale Zellreihe völlig ungeteilt geblieben sei. Die Entwicklung zeigt jedoch ihre frühe periklinale Aufspaltung. Schließlich ist in VI (Übersicht in III) eine schon längere Zeit tätige subepidermale Scheitelzelle erkennbar. Die vorletzte Initialzelle ist stark gezeichnet, die nach innen abgegebene

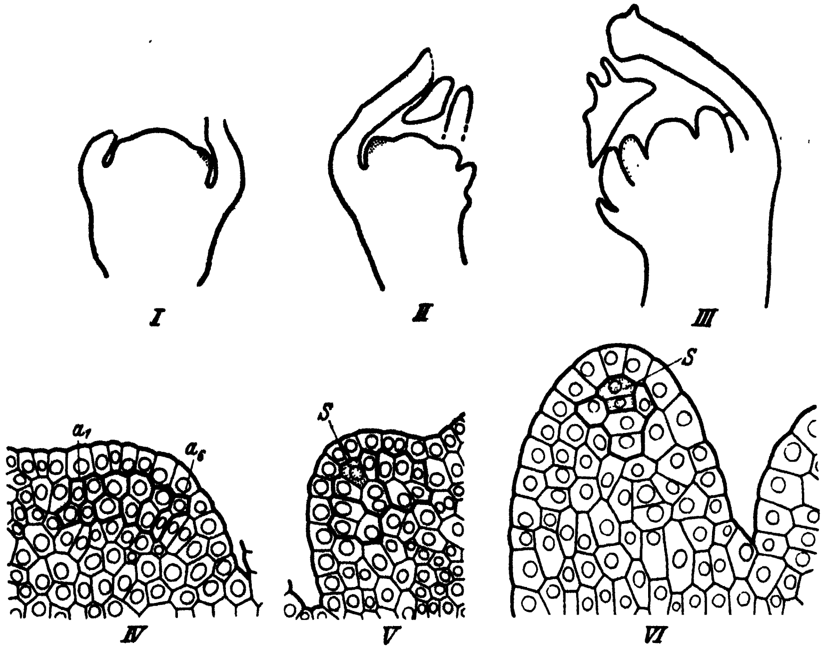


Abb. 5. *Cleome gigantea*, Anlegung und Spitzenentwicklung der Staubblätter. I—III Übersichtsbilder. IV—VI Mediane Längsschnitte durch verschieden alte Stadien

Zelle hat sich erneut geteilt. Apikalzelle *S* (punktiert) ist durch eine tangentiale Wand in zwei Zellen zerfallen. Wenn nun die äußere der beiden Zellen durch zwei Antiklinalwände eine Aufspaltung erfährt und wenn sich sämtliche Zellen vergrößern, so erhalten wir das Aussehen von Abb. 3 VI; die dritte Tunikaschicht nimmt nur unwesentlich am Aufbau des Staubblattprimordiums teil.

b) *Aloë eru* (*Liliaceae*). Bei dieser Pflanze sind sämtliche Perianthblätter gleichartig ausgebildet. Die dorsiventrale Ausbildung der Blüten, auf die schon Payer (32) hinweist, ist in Abb. 6 I—III gut erkennbar. Auf medianen Schnitten kann man feststellen, daß auch hier die Perianthblattanlage auf eine frühzeitige

tangentiale Aufteilung der subepidermalen Zellage zurückgeht. Vergleicht man Abb. 6 IV (Übersicht in I) mit den oben besprochenen Anfangsstadien der Blütenorgane von *Cleome*, so ergeben die Zellgruppen a_1—a_4 dieselben Bilder. Die dritte Tunikaschicht spaltet ebenfalls auf, doch ist eine größere Anteilnahme ihrer Derivate an der Blumenblattbildung sehr unwahrscheinlich. Sehr bald übernimmt eine zweischneidige Scheitelzelle (*S* in Abb. 6 V) die

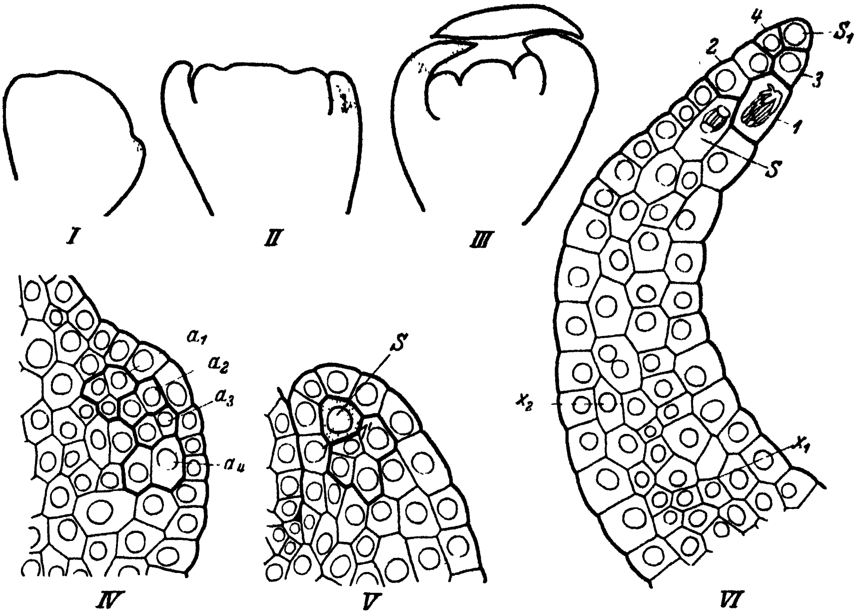


Abb. 6. *Aloë eru*, Anlegung und Spitzenentwicklung der Perianthblätter I - III Übersichtsbilder. IV—VI Mediane Langsschnitte durch verschieden alte Stadien

Führung. Die vorhergehende Spitzenzelle teilte sich noch nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus in vier Zellen auf. Wir haben hier einen interessanten Übergang von diesem Modus zu dem der zweischneidigen Scheitelzelle. Wenn man sich nämlich vorstellt, daß sich eine Apikalzelle, wie sie etwa in Abb. 3 VI bei *S* zu sehen ist, stark vergrößert und somit über die Nachbarzellen hervorragt, und dann eine schräge Wand (*1,1* in Abb. 6 V) auftritt, so kommt man zu dem zweischneidigen Typus. Die zweischneidige Segmentabgabe der Spitzenzelle hat zur Folge, daß sich das Mesophyll zunächst nur aus zwei Lagen zusammensetzt (Abb. 6 VI). Mit *S* ist die subepidermale, zweischneidige Spitzenzelle bezeichnet, die wahrscheinlich gerade ihre letzte Teilung erfährt. Weiter innen haben sich

beide Zellagen, einmal bei x_1, zum anderen Mal bei x_2, erneut aufgespalten. Und da diese Aufteilungen nur in periklinaler Richtung stattfinden, werden insgesamt vier Zellagen gebildet. Erwähnenswert ist der Abschluß des Spitzenwachstums durch eine epidermale Scheitelzelle, die in VI mit S_1 bezeichnet ist und bereits vier Segmente abgegeben hat (*1*—*4*). Während Segment *1* sich schon weiter aufgeteilt hat, steht das zweite eben im Begriff, es zu tun.

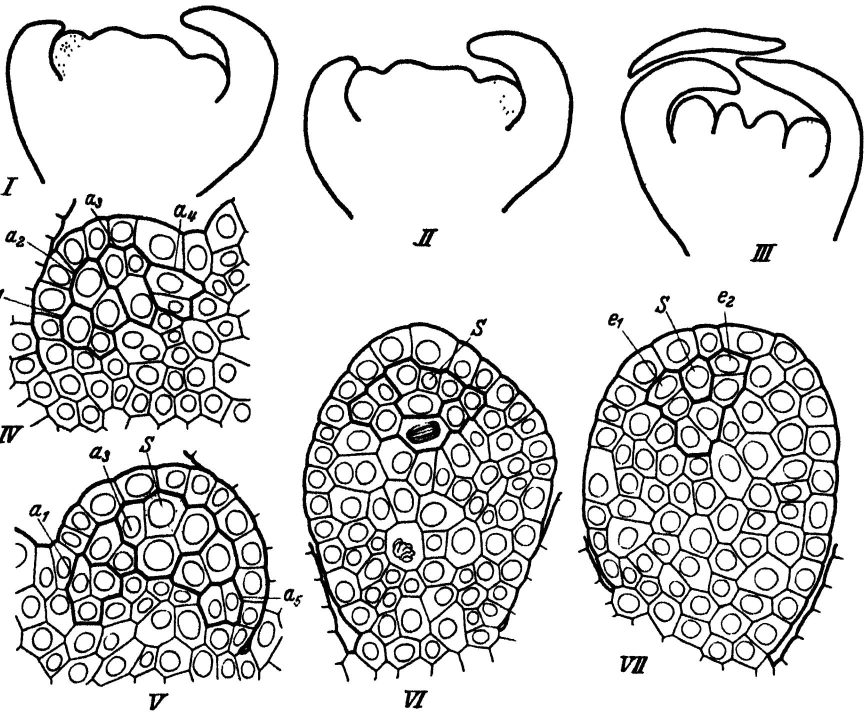


Abb. 7. *Aloë eru*, Anlegung und Spitzenentwicklung der Staubblätter. I—III Übersichtsbilder. IV—VII Mediane Längsschnitte durch verschieden alte Stadien

Wir wollen nun die Entwicklung der Staubblätter verfolgen. An diesem Beispiel ist wiederum die starke tangentiale Aufteilung der subepidermalen Lage bei der Primordienanlegung zu bemerken (Abb. 7 IV und V, Übersichtsbilder I und II). Sehr auffallend ist die Größe der Kerne in Zellgruppe a_2 (IV), die eine bevorstehende Teilung vermuten läßt. Abb. 7 V gibt ebenfalls die starke Aufteilung der subepidermalen Zellreihe wieder, in der sich sämtliche Zellen verdoppelt haben. Der Komplex a_3 fällt besonders stark ins Auge. Wir haben die Ausbildung einer Spitzenzelle vor

uns. Die periklinale Wand ist die ursprüngliche, welche die anfangs einfache Zelle in zwei zerlegte. Danach folgten die beiden Antiklinalwände, die die Zelle *S* (punktiert) bildeten, welche nun allein das Spitzenwachstum übernimmt und nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus aufspaltet. Die Größe des Zellkernes deutet eine baldige Weiterentwicklung an. In dieser Figur lassen sich über die Beteiligung der dritten Tunikaschicht bei der Primordienbildung des Staubblattes zuverlässigere Angaben als in IV machen. Sie hat sich aufgeteilt und nimmt in diesem Falle am Aufbau des Höckers einen etwas erheblicheren Anteil als sonst. Es ist jedoch anzunehmen, daß der Spitzenzelle die größere Bedeutung zukommt, da in VI ihre Aktivität noch völlig klar erkennbar ist. In VII ist ein Stadium wiedergegeben, in dem das Spitzenwachstum nahe vor dem Erlöschen steht. Die Nachbarzellen der Spitzeninitiale e_1 und e_2 sind durch tangentiale Wände aufgeteilt worden, die eigentliche Initiale *S* ist noch erhalten. Wenn nun auch diese eine periklinale Teilung erfährt und die obere der beiden so gebildeten Zellen nicht mehr durch Antiklinalwände zerlegt wird, so ist ihre Tätigkeit beendet.

Wir sahen, daß sowohl bei *Cleome gigantea* als auch bei *Aloe eru* die Anlegung von Primordien der verschiedenen Blütenorgane gleichartig verlief, daß bei allen ein Spitzenwachstum durch eine Apikalinitiale subepidermaler Art zu finden war. Wenn wir nun die einzelnen empirischen Befunde in ein Schema bringen, so geschieht dies, um noch einmal einen klaren Überblick zu geben. Es sollen nur die Vorgänge in der subepidermalen Zellreihe beachtet werden, da sie für den Vergleich mit Laubblättern am wichtigsten sind. So ist in Abb. 8 I die periklinale Aufteilung der subepidermalen Lage dargestellt, wie wir sie überall auffinden konnten. Dieses schematische Bild stimmt völlig überein mit dem von Schwarz aufgestellten Schema Abb. 2 II. Wie kommt nun die Bildung einer Spitzenzelle zustande? Wenn in der in Abb. 8 I schraffierten Zelle zwei Antiklinalwände auftreten, die auf der Wand *1,1'* senkrecht stehen, so erhalten wir Abb. 8 II. Die beiden Wände sind mit *2,2'* und *3,3'* bezeichnet. Die so entstandene punktierte Zelle *S* bildet bereits die erste Spitzenzelle, welche sich nun allein nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus weiter teilt, wie in III Wand *4,4'* andeutet. Die Derivate werden nach innen gedrängt, teilen sich weiter und bauen das innere Gewebe der Anlagen auf. Ihre Nachbarzellen (schraffiert) reihen sich in die subepidermale Lage ein und teilen sich im wesentlichen antiklinal. Wie entsteht nun eine zweischnei-

dige Scheitelzelle? Abb. 8 IV zeigt eine Spitzenzelle, die sich nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus aufteilt. Die ursprüngliche Zelle ist dick umrissen. Wand *1,1'* besorgte die erste periklinale Teilung. Danach entstanden die Zellwände *2,2'* und *3,3'*. Folgte die Teilung fernerhin dem Periklinal-Antiklinal-Typus, so müßte als nächste die Wand *4,4'* auftreten. Unterbleibt aber diese Wandbildung und

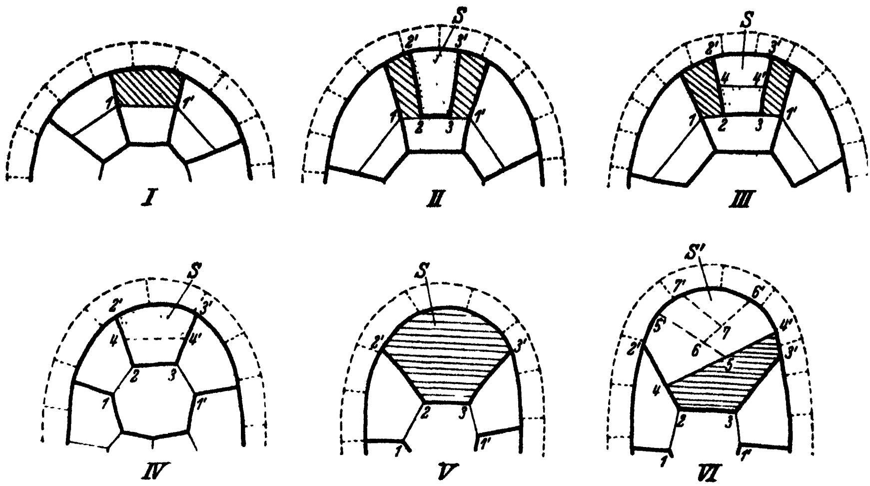


Abb. 8. I—III Schematische Darstellung der Ausbildung einer Spitzenzelle. IV—VI Schematische Darstellung des Überganges vom Periklinal-Antiklinal-Typus zum zweischneidig-segmentierenden Modus. Sonst. Erklärung im Text

vergrößert sich die Spitzenzelle stark, so erhalten wir die Verhältnisse, die in V zu sehen sind (Spitzenzelle schraffiert). Tritt keine gerade Wandbildung ein, sondern eine schräge, so gelangen wir zu VI. Die Wand *4,4'* grenzt durch ihre schräge Lage an die Epidermis und eine subepidermale Nachbarzelle. Die so entstandene Zelle *2'*, *4*, *4'* stellt aber eine zweischneidige Scheitelzelle dar, deren Teilungen durch die gestrichelten Linien angedeutet sind. Die nächste Wandbildung wäre *5,5'*, dann folgt *6,6'*, weiterhin *7,7'* usw. Ein solches Verhalten läßt das Perianthblatt von *Aloe eru* in Abb. 6 V erkennen. Weiter unten werden für das Randwachstum der Kelch- und Blumenblätter ähnliche Übergänge anzuführen sein. Es kann aber eine zweischneidige Spitzenzelle auch sehr früh in Erscheinung treten. Denken wir uns, daß in Abb. 8 I die schraffierte Zelle an Größe zunimmt und daß hier bereits eine schräge Wand auftritt, so gelangen wir ebenfalls zu dem Verhalten von VI.

2. Breiten- und Dickenentwicklung

a) *Cleome gigantea.* Die Kelchblattränder dieser Pflanze lassen schön ausgebildete subepidermale Randzellen erkennen, die sich nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus teilen (Abb. 9 III, Randzelle *R* punktiert). Das Mesophyll zeigt deutlich drei bis vier Zelllagen, die einer subepidermalen Randzelle ihre Entstehung ver-

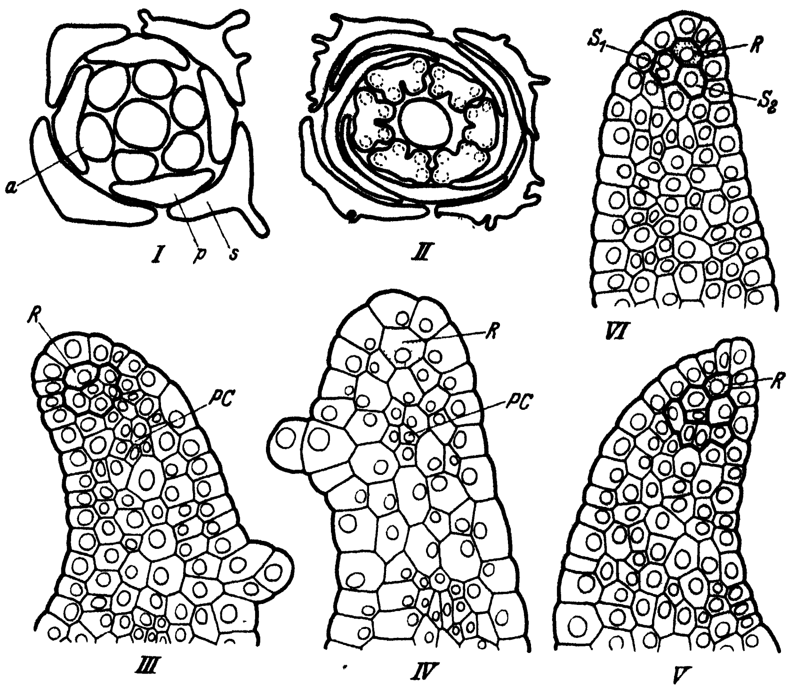


Abb. 9. *Cleome gigantea.* I, II Blütenquerschnitte. III—VI Randwachstum der Kelchblätter

danken und weiter innen durch Leitbündeldifferenzierungen eine größere Aufgliederung erfahren. In Abb. 9 IV ist ein fast erwachsener Kelchblattrand wiedergegeben, der zum anderen eine Randzelle (*R*) aufweist, die sich kurz vor dem Einstellen ihrer Tätigkeit befindet. Es kann jedoch Abb. 9 V zufolge auch eine zweischneidige Randzelle auftreten. Die der vorhergehenden Initiale entsprechende Zellgruppe ist stark umrissen. Sie teilte sich nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus. Durch das Auftreten einer schrägen Wand in der ehemaligen Randzelle begann die zweischneidige Marginalzelle ihre Tätigkeit und hat zwei Segmente abgegliedert, von denen das linke erneut sich geteilt hat. Auch in VI hat die zweischneidige

Randzelle zwei Segmente (S_1, S_2) abgegeben. Das erste Segment teilt sich eben weiter auf (in der Telophase befindliche Kernteilung). Einschneidige, subepidermale Randzellen oder epidermale Randinitialen wurden hier niemals beobachtet; sie sind schon deshalb nicht zu erwarten, weil die Sepalen statt Hautsäumen stets mit stumpfen Rändern versehen sind (Querschnitte Abb. 9 I und II). Nach

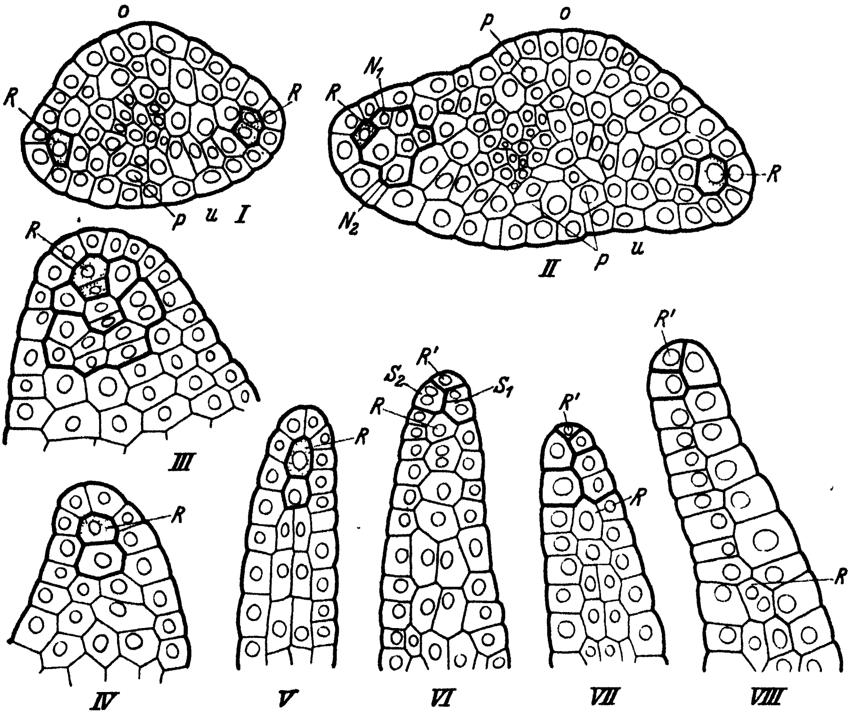


Abb 10. I—VIII *Cleome gigantea*, Randwachstum der Blumenblätter. I, II Querschnitte durch junge Blumenblätter. III—VIII Randwachstum an Blumenblättern verschiedenen Alters

kurzer Aktivität der zweischneidigen Randzelle dürfte daher die Breitenentwicklung der Sepala beendet sein.

Anders verhalten sich in dieser Hinsicht die **Blumenblätter**. Querschnitte durch junge Blumenblattanlagen (Abb. 10 I und II) zeigen sowohl zweischneidige Randzellen als auch solche, die dem Periklinal-Antiklinal-Typus folgen. In I sind die zweischneidigen Randzellen mit R bezeichnet. Ihnen voraus gingen, wie das Zellgefüge vermuten läßt, solche vom periklinalen-antiklinalen Typ. II dagegen weist am linken Rand einen Übergang auf. Die ursprüngliche Randinitiale teilte sich periklinal-antiklinal

(Zellpaare N_1 und N_2), dann vergrößerte sich die eigentliche Randzelle und eine schräge Wand ließ die zweischneidige Initiale hervorgehen (vgl. Schema VI, Abb. 8). Die große Randzelle *R* auf der rechten Seite dagegen segmentiert nach dem Periklinal-Antiklinal-Modus. Es kommen also beide Teilungstypen gemeinsam vor. Jedoch fand ich, daß bei der größten Zahl der Blumenblätter entweder nach dem Muster von I sehr früh eine zweischneidige Randzelle oder eine Randentwicklung auftritt, die in Abb. 10 III—VIII veranschaulicht ist. In III wird in der Randzelle *R* (punktiert) gerade eine periklinale Wand gebildet. Die obere der beiden so entstandenen Zellen ist die größere und wird sich im Verlaufe der Weiterentwicklung antiklinal teilen. Die den vorausgehenden Marginalzellen entsprechenden Zellgruppen sind dick umrandet. Insgesamt entsteht so ein vierschichtiges Mesophyll. Danach gelangen zweischneidige Initialen zur Ausbildung, deren Tätigkeit verschieden lange dauern kann; so wurde sie in IV bald von einschneidigen Randzellen (*R*) abgelöst, während sie in VI mehrere Segmente abgegeben haben. Die der einschneidigen Marginalzelle abgesonderte Zellreihe erfährt sodann gemäß Abb. 10 eine Verdoppelung. Wird nun die Tätigkeit der subepidermalen Randzellen eingestellt und übernehmen epidermale Randzellen die Weiterentwicklung, so gelangen wir zu VI. Die einschneidige, subepidermale Marginalzelle *R* beendete hier ihre Aktivität und wurde von *R'* ersetzt, welche zwei Segmente S_1 und S_2 abgliederte. Auf dem Wege über VII ergibt sich schließlich das Bild von VIII, wo ein ziemlich breiter epidermaler Saum (*R*—*R'*) durch die Tätigkeit von *R'* entstanden ist. Die subepidermalen Zellen vermögen sich natürlich noch weiter aufzugliedern, was die Mitosen in VI und VIII andeuten. Erwähnenswert ist die anfängliche Dickenentwicklung, welche durch periklinale Teilungen in einzelnen Zellen der gesamten subepidermalen Schicht bei *P* in I und II zu erkennen sind.

Über die Breitenentwicklung der S t a u b b l ä t t e r gibt uns Abb. 11 I—IV Aufschluß. Junge Primordien erfahren zunächst eine allseitige Verdickung, indem sich subepidermale Zellen in der gesamten Peripherie der Anlagen periklinal teilen. Querschnitte mit typischen Randzellen, welche nach dem periklinal-antiklinalen Modus aufgliedern, sind in I und II dargestellt und mit *R* bezeichnet. Sehr klar ist ihre opponierte Lage, so daß man von wirklichen Rändern sprechen kann. Die Staubblätter lassen außerdem eine deutliche Dorsiventralität erkennen. Wenn man sich vorstellt, daß bei Kelch- oder Kronblättern die marginale Entwicklung eine Hem-

mung erfährt, daß also weder ein epidermales noch ein subepidermales Randwachstum stattfindet, so gelangen wir zu den Verhältnissen, wie sie die Staubblätter aufweisen. Die Randentwicklung ist also weitgehend unterdrückt und erfährt bald ihren Abschluß, was die folgenden Bilder (III und IV) zeigen. Die den ehemaligen Randzellen entsprechenden Zellgruppen sind in III dick umrandet und in IV punktiert hervorgehoben. Teilen sich nun auch die

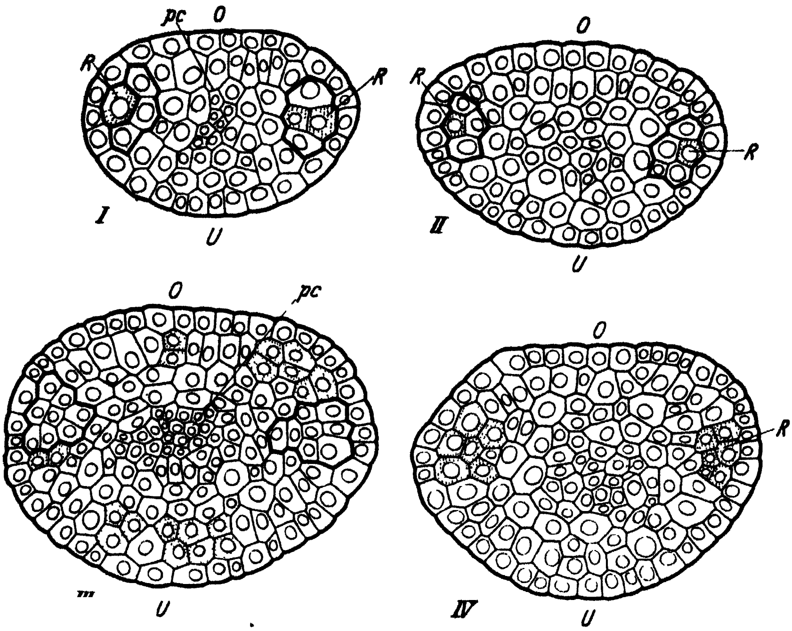


Abb. 11 *Cleome gigantea,* Querschnitt durch junge Staubblätter. Zur Veranschaulichung des Randwachstums

Nachbarzellen der eigentlichen Randzellen periklinal, so ist das Randwachstum abgeschlossen. Man erkennt also denselben Abschlußmodus, der schon bei der Spitzenentwicklung des Staubblattes von *Aloë eru* in Erscheinung trat. Fernerhin erfolgt nur noch eine Verdickung in radialer Richtung, wie die durch Punktierung kenntlich gemachten subepidermalen Zellgruppen in III zeigen. Die zentral gelegenen Zellen teilen sich sehr stark und bilden einen Prokambiumstrang (*pc*).

Wir wollen nun das Rand- und Dickenwachstum der Staubblätter des Überblicks halber in ein Schema bringen, auf das wir später zurückgreifen werden. So gibt Abb. 12 I ein Randwachstum wieder, wie es bei Laub-, Kelch- und Blumenblättern häufig zu

finden ist. Die Randzelle *R* (punktiert) ist durch eine tangentiale Wand *4,4'* in zwei geteilt worden. Die Grenzen der vorhergehenden Marginalzellen sind dick umrissen. Zu den Verhältnissen der Staubblätter gelangen wir, wenn außer der Tätigkeit von Marginalzellen, die nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus aufteilen, frühzeitig noch eine radiale Verdickung erfolgt. Man vergleiche dazu das Schema II, wo in der subepidermalen Lage bei P_1, P_2, P_3 ebenfalls periklinale Wände gebildet worden sind (*5,5'; 6,6'; 7,7'*). Das empirische Bild von *Cleome gigantea*, Abb. 11 III, und ebenfalls die Längsschnitte durch Staubblattprimordien von *Aloë eru* in Abb. 7 VI und VII belegen diese schematische Figur. Schema III veranschau-

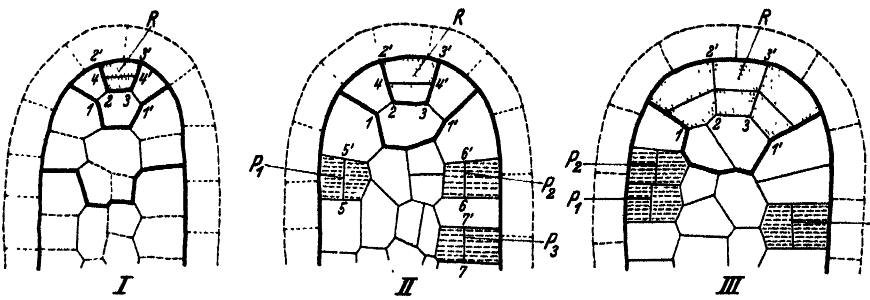


Abb. 12. Rand- und Dickenwachstum der Staubblätter, schematisch Sonstige Erklärung im Text

licht die Beendigung der Randentwicklung. Es erfolgt eine periklinale Aufteilung der Randzellen (*R*) und ihrer Nachbarzellen (Zellgruppen punktiert). Dieselben Befunde erhielten wir bereits bei Beendigung des Spitzenwachstums der Staubblätter von *Aloe eru* (Abb. 7 VII). Die radiale Verdickung deuten die Teilungen bei P_1—P_3 an.

Abschließend muß noch ein Blick auf die basalen Teile der Blumenblätter und auf die Filamente der Staubblätter gerichtet werden. Die Blumenblätter von *Cleome gigantea* weisen eine „stielartige", dickere basale Zone auf (vgl. Abb. 47 III, Kapitel III), von der ein Querschnitt in Abb. 13 I wiedergegeben ist. Beide Flanken zeigen Randzellen (*R*), die aber zum Unterschied von der spreitenartigen Region ihre Tätigkeit bald einstellen. Es unterbleibt also, durch diese Hemmungserscheinung bedingt, eine laminöse Ausbreitung. Gleichzeitig erfolgen auf der Ober- und Unterseite Verdickungen derart, daß die subepidermale Initialschicht durch viele tangentiale Teilungen eine Aufspaltung erfährt,

worauf die Reihenanordnung der Zellen in I zurückzuführen ist. Die Leitbündel liegen im zentralen Teil nebeneinander. Wir gelangen zu dieser Form unter der Voraussetzung, daß das junge Blumenblatt in Abb. 10 II eine dorsale und ventrale Verdickung erfährt und die Marginalzellentätigkeit nur von kurzer Dauer ist. Nimmt nun die Hemmung der Randausbildung noch größere Aus-

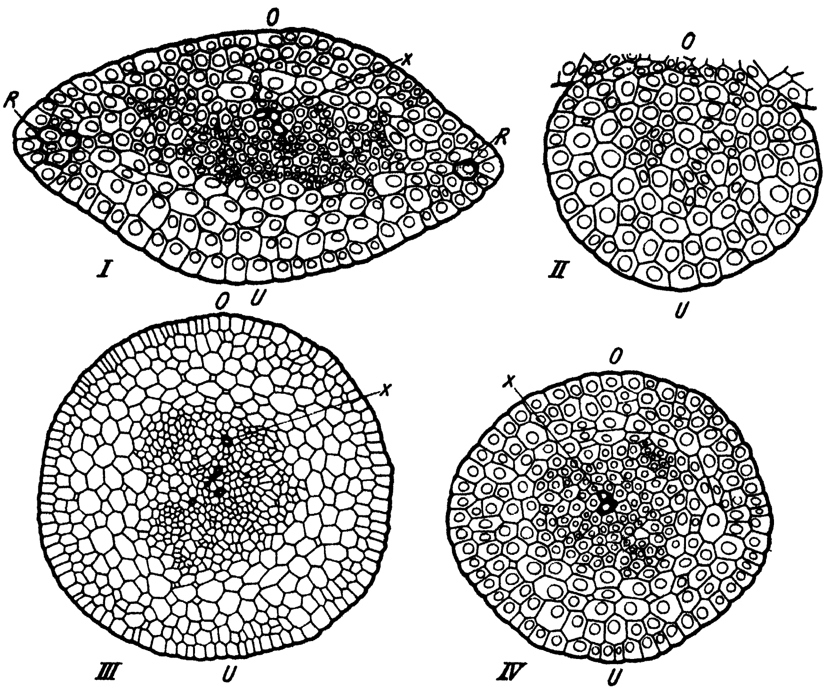


Abb 13. *Cleome gigantea.* I Querschnitt durch die Basis eines Blumenblattes. II—IV Querschnitte durch verschieden alte Filamente von Staubblättern

maße an, so kann die Randzelltätigkeit überhaupt wegfallen. Wir erhalten dann Organe, die nur eine radiale Verdickung durch subepidermales Aufspalten in der Peripherie aufweisen. Eine solche Reduktion ist bei den Filamenten der Staubblätter erfolgt. Abb. 13 II—IV zeigt Querschnitte, und zwar geben III und IV Schnitte durch fast erwachsene Filamente wieder, in denen die radiale Verdickung deutlich zutage tritt. Der tiefer geführte Schnitt III läßt vier zentral gelegene Leitbündel erkennen, welche sehr unvollkommen entwickelt sind. Die drei äußeren keilen nach oben zu aus (IV), und nur das mittlere tritt in die Anthere ein. Ein ganz

junges Stadium, basal geschnitten, ist in II dargestellt. Auf der Oberseite ist es mit der Blütenachse verwachsen. Wir können hier aber keinerlei Randzellen entdecken, vermutlich findet eine marginale Entwicklung in diesem Bereich nicht statt.

b) *Tropaeolum maius.* Während die Kelchblätter von *Cleome* nur ein subepidermales Randwachstum erfahren, übernehmen hier gegen Ende der Breitenentwicklung epidermale Rand-

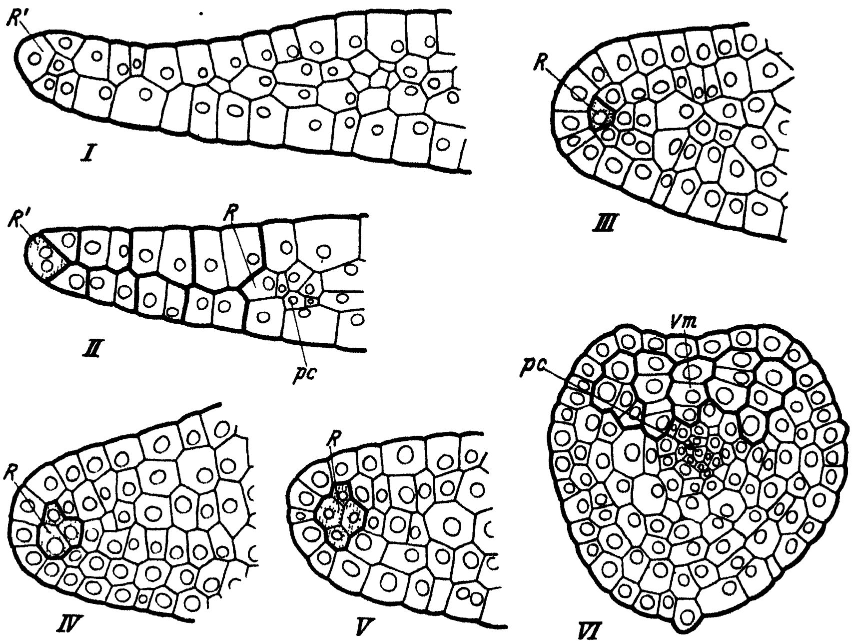


Abb 14. I—V *Tropaeolum maius,* Breitenentwicklung von Kelch- und Blumenblättern. I, II Randteile von Kelchblattern. III—V Blumenblattrander. VI *Schizocapsa plantaginea,* Querschnitt durch ein fadenförmiges Vorblatt der Infloreszenz

zellen (*R'* in Abb. 14 I und II) das Wachstum und bilden einen relativ breiten epidermalen Saum. In II zeigt die Marginalzelle gerade eine Mitose. Die abgegliederten Segmente sind durch dick umrissene Zellwände kenntlich gemacht. *R* wäre die letzte subepidermale Initiale. Unmittelbar-hinter dieser wird eine Leitbündelanlage *pc* ausdifferenziert. I weist dieselben Verhältnisse auf, nur mit dem Unterschied, daß die Randzelle *R'* durch eine tangentiale Wand aufgeteilt wurde. Diese Erscheinung ist oftmals beim Erlöschen der Aktivität einer zweischneidigen Initiale zu bemerken. Die starke Breitenentwicklung der Sepala kann auch aus dem Übersichtsbild Abb. 15 II abgelesen werden.

Das Breitenwachstum der Blumenblätter geht mit Hilfe von subepidermalen Randzellen vonstatten. Verschiedene Teilungsstadien sind in Abb. 14 III—V vor Augen geführt. In IV sind bereits die periklinale Wand und eine der beiden antiklinalen Wände gebildet worden. Von den beiden so entstandenen subepidermalen Zellen wird die größere sich nochmals teilen, und damit gelangt man zu V.

Von ganz besonderem Interesse sind die Staubblätter. Die Anlage der acht Antheren erfolgt ungleichzeitig, wie aus einem Querschnitt durch eine junge Blüte (Abb. 15 I) hervorgeht. Fertige

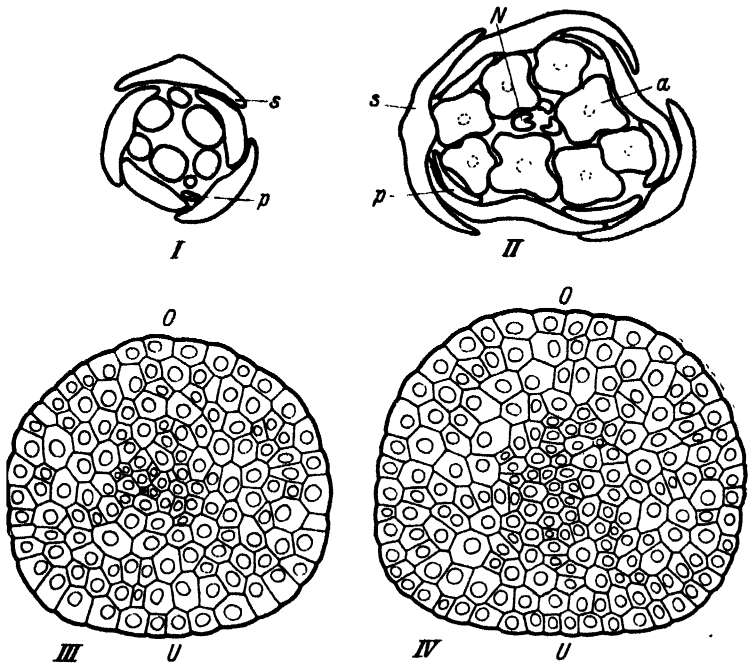


Abb. 15. *Tropaeolum maius.* I, II Blütenquerschnitte. III, IV Querschnitte durch den Antherenbereich junger Staubblätter

Staubblätter (Abb. 15 II) fallen durch ihre geringe Breitenentwicklung der Konnektivregion auf. Auf Querschnitten durch junge Antheren erhalten wir Bilder wie in Abb. 15 III und IV. In III ist ein ganz junges Staubblatt und in IV ein etwas älteres geschnitten. Von Marginalzellen ist nichts zu bemerken; vielmehr sorgt ein Dickenwachstum, welches durch tangentiale Teilungen in der gesamten subepidermalen Zellage vor sich geht, für die Vergrößerung der Organe. Man könnte nun, wenn man etwa nach Gré-

GOIRE rein anatomische Befunde allein als Schlüssel zu morphologischen Betrachtungen verwendete, zu der Anschauung gelangen, es handle sich hier um radiäre Organe, welche keinerlei Beziehungen zur Blattnatur aufweisen. Die vergleichende Betrachtungsweise erlaubt es uns aber, die Dinge richtiger zu sehen. Es gibt nämlich auch vegetative Blattorgane, die ihrer gesamten Erstreckung nach von rundlich-fadenartiger Gestalt sind. Ein Beispiel liefern die Taccaceen in den Vorblättern ihrer Infloreszenzen.

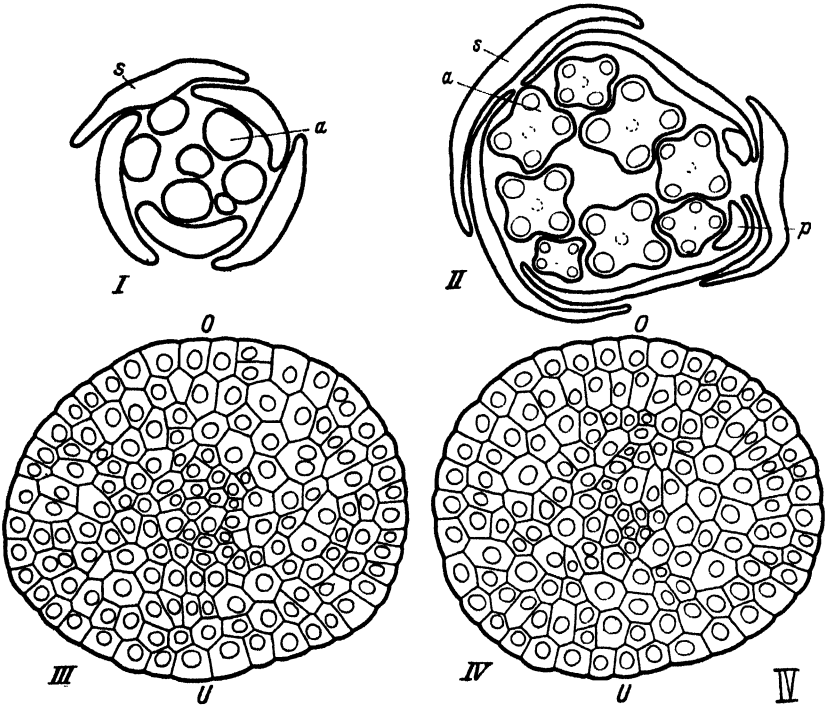


Abb. 16. *Tropaeolum peregrinum.* I, II Blütenquerschnitte. III, IV Querschnitte durch den Antherenbereich junger Staubblätter

So stellt Abb. 14 VI den Querschnitt durch ein solches Vorblatt von *Schizocapsa plantaginea* dar. Die Hemmung des Randwachstums geht hier so weit, daß eine Ausbildung von Marginalzellen nicht mehr zustande kommt. Wohl aber findet eine beträchtliche Dickenentwicklung statt. Diese erfolgt anfangs allseitig von der subepidermalen Zellschicht aus. Später jedoch wird es auf die adaxiale Seite allein verlegt; es kommt so ein Ventralmeristem zustande, das in Abb. 14 VI mit Vm bezeichnet ist. Die aus ihm hervorgehenden radialen Zellreihen sind mit verstärkten Linien ein-

gefaßt. Gesetzt, es unterbliebe die Ausbildung eines besonderen Ventralmeristems, so erhielten wir die Wachstumsweise der Filamente von *Tropaeolum maius.*

c) *Tropaeolum peregrinum.* Die Staubblätter dieser Spezies schließen sich in der Ausbildung denen von *T. maius* an. Ihre Anlegung erfolgt nacheinander, wie Abb. 16 I veranschaulicht, und erwachsene Antheren (II) gleichen in der Gestalt völlig den Staub-

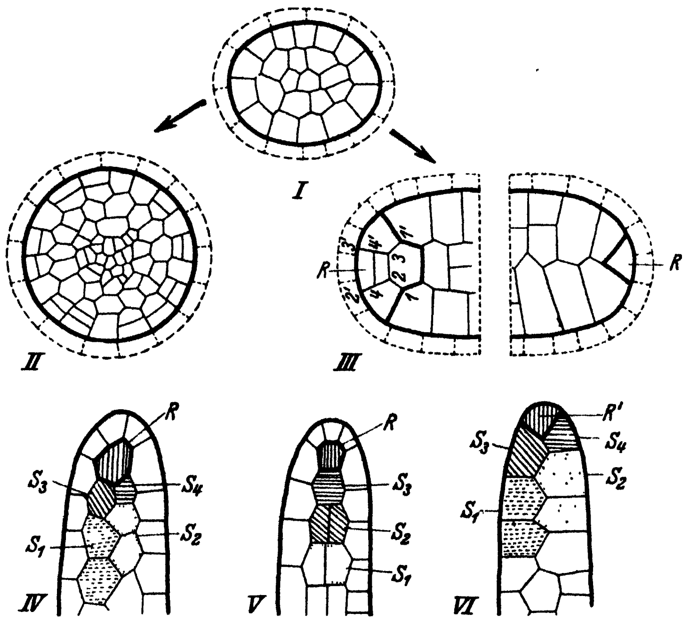


Abb. 17 Schematische Übersicht über die Randentwicklung von Kelch-, Blumen- und Staubblättern. Sonstige Erklärung im Text

blättern von *T. maius.* Auf Querschnitten (III und IV) sind keinerlei Randzellen feststellbar. Wir gelangen zu ihnen, wenn etwa in Schema Abb. 12 II die Randzellsegmentierung unterbleibt. Nur durch eine starke Dickenentwicklung erfahren die Staubblätter ihre Verbreiterung. Ist diese abgeschlossen, so werden die Lokulamente ausgebildet, und die Gesamtentwicklung ist bis auf die nachträglich stattfindenden Streckungsvorgänge vollzogen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die ersten Anlagen von Kelch-, Blumen- und Staubblättern durch ihre mehr oder weniger runde oder elliptische Querschnittsform charakterisiert sind. Abb. 17 I gibt einen schematischen Schnitt durch solche Primordien wieder. Die Epidermis ist nur angedeutet, unter ihr

sieht man die Lage der subepidermalen Zellen. Randzellen sind noch nicht ausgebildet. Setzt nun Breitenentwicklung ein, so erfolgt diese durch Randwachstum, und zwar zunächst entweder nach periklinal-antiklinaler Weise (III, links), oder sehr früh schon nach dem zweischneidigen Modus (III, rechts). Die Staubblätter von *Cleome gigantea* und auch die der folgenden Beispiele erfahren außer der nur kurzen Marginalzelltätigkeit nach dem Typus in III (links) eine radiale Verdickung. Kelch- und Blumenblätter gehen auf späteren Stadien gewöhnlich zum Randwachstum mit zwei-

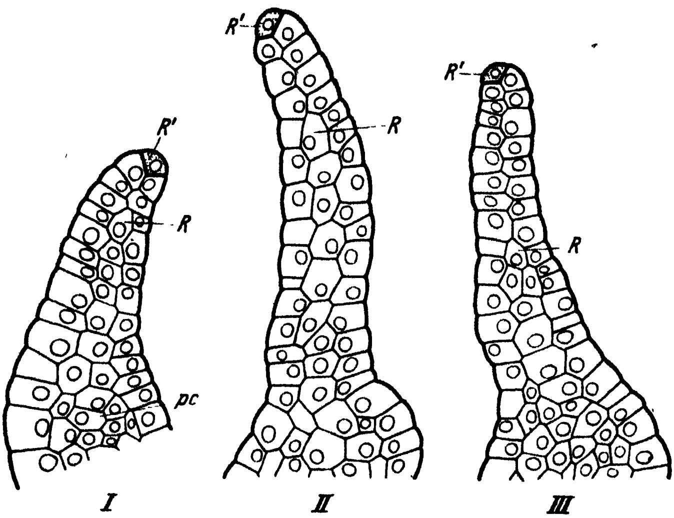


Abb. 18. *Passiflora violacea*, Randentwicklung der Kelchblätter in Querschnitten

oder einschneidigen subepidermalen Randinitialen über (Abb. 17 IV und V). Durch deren Tätigkeit können bei geringer Aufteilung ihrer Derivate breite, dünne Säume aufgebaut werden. Endlich können nach Beendigung der subepidermalen Initialentätigkeit epidermale Randzellen (*R'* in VI) die Verbreiterung fortführen, was die Bildung epidermaler Säume zur Folge hat. Fällt die Randzelltätigkeit zugunsten alleiniger radialer Verdickung weitgehend weg, so gelangen wir zu den Staubblättern von *Cleome gigantea*. Und werden Randzellen überhaupt nicht erst angelegt und die Anlagen nur radial verdickt, so ergibt sich aus den Verhältnissen in I direkt die Form von II. Auf diese Weise entwickelten sich die Staubblätter von *Tropaeolum maius* und *T. peregrinum*.

d) *Passiflora violacea*. Hier wurde allein der Kelch untersucht. An den Kelchblättern fallen die relativ breiten chlorophyllfreien, durchscheinenden Randsäume auf, die anfangs durch die

Tätigkeit einer einschneidigen, subepidermalen Randzelle (Abb. 18 I—III, *R*) aufgebaut werden, deren Segmente fast überhaupt nicht mehr aufspalten, so daß nur ein einschichtiges Mesophyll gebildet wird, zuletzt aber durch die länger dauernde Aktivität von epidermalen Marginalzellen wachsen. Diese epidermalen Initialen und ihre Derivate sind in III—V bei *R'* zu sehen. Aus der epidermalen Her-

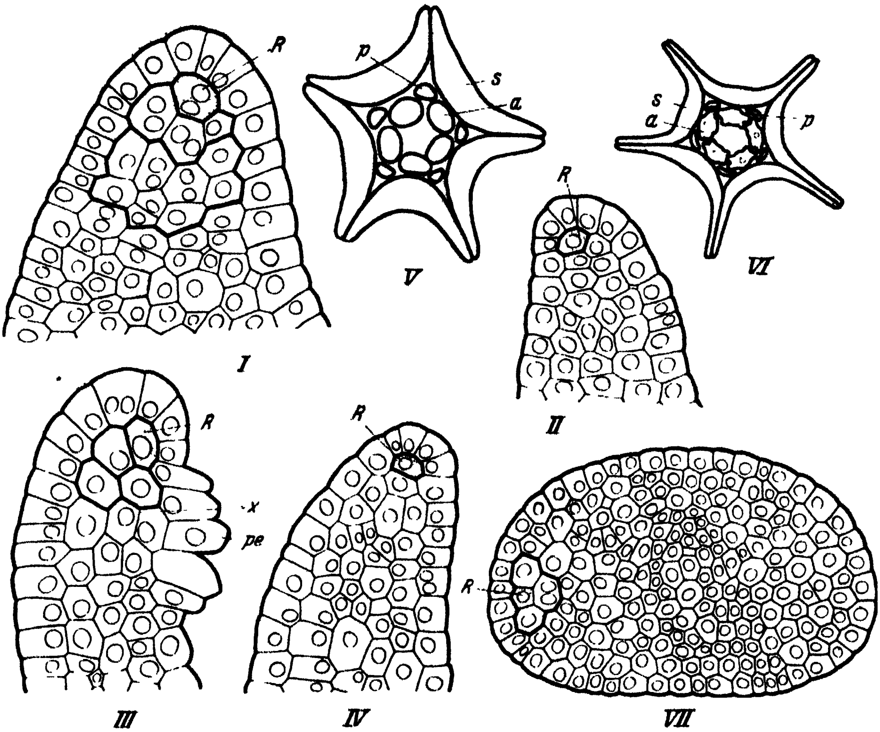


Abb. 19. *Cobaea scandens.* I—IV Randentwicklung der Kelchblätter. V, VI Blütenquerschnitte. VII Querschnitt durch den Antherenbereich einer Staubblattanlage

kunft erklärt sich die Chlorophyllosigkeit der Hautsäume. Die Zellgruppe bei *pc* in III darf wohl als der Beginn eines prokambialen Stranges betrachtet werden.

e) *Cobaea scandens.* Ein ebenfalls lange dauerndes Randwachstum und eine demgemäß starke Verbreiterung führt hier zu valvat-reduplikativer Knospenlage des Kelches, welche in den empirischen Diagrammen Abb. 19 V und VI dadurch zum Ausdruck kommt, daß die Kelchblattflügel stark nach außen gebogen sind. Über die Anteilnahme des Flächenwachstums an der Verbreiterung des Kelches wird noch später diskutiert werden. Betrachten wir nun

die Entwicklungsweise der Sepala, so ist folgende Reihe (Abb. 19 I—IV) aufstellbar. An jungen Kelchblatträndern fand ich Randzellen, die nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus aufspalten. Marginalzelle R in I (punktiert) schickt sich gerade an, eine tangentiale Wand auszubilden. Die obere der beiden so entstehenden Zellen würde dann durch zwei Antiklinalwände erneut weiter geteilt werden. Die den vorausgehenden Marginalzellen entsprechen-

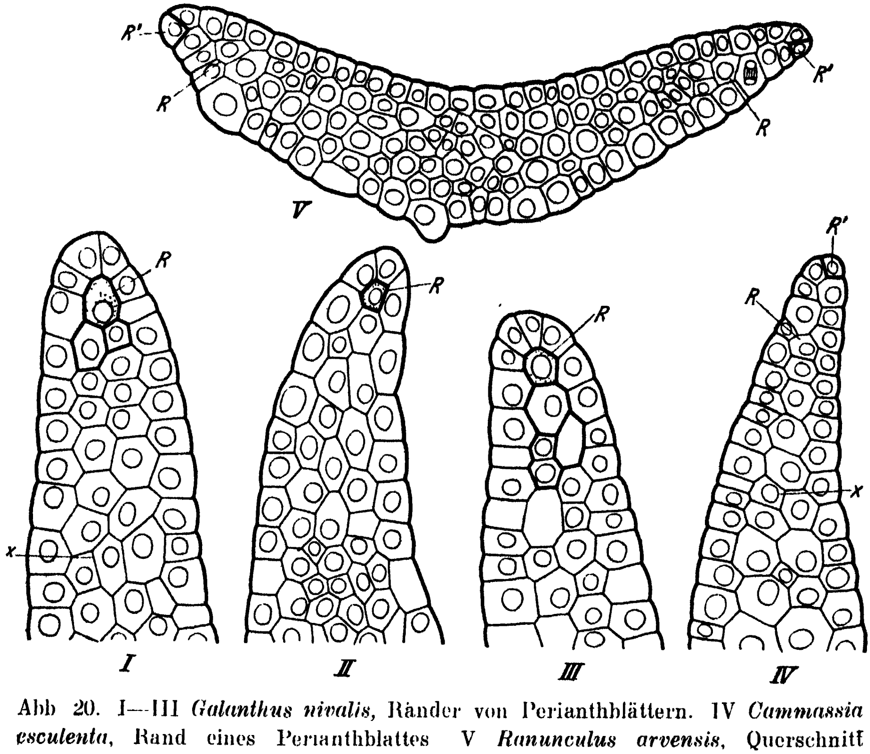


Abb 20. I—III *Galanthus nivalis*, Ränder von Perianthblättern. IV *Cammassia esculenta*, Rand eines Perianthblattes V *Ranunculus arvensis*, Querschnitt durch ein Kelchblatt

den Zellgruppen sind dick umrissen. Die spätere Entwicklung erfolgt meist durch zweischneidige, subepidermale Randinitialen, die in II und III (*R*) zu sehen sind. Viel seltener beobachtete ich einschneidige Randzellen (*R* in IV). Alle älteren Säume zeigten die Verhältnisse von III. Die zweischneidige Initiale R ist punktiert, ihre zuletzt abgegebenen Segmente dick umrissen. Die innere der beiden so entstandenen subepidermalen Zellreihen spaltet bei x erneut auf, so daß insgesamt drei Zellagen das Mesophyll aufbauen. Auf einem älteren Stadium der Blüte (VI) bilden die Epidermiszellen an den Seiten, mit welchen sich die Kelchblätter berühren,

papillenartige Emergenzen (III bei *pe*). Diese sind ineinander verzahnt, wodurch ein fester Zusammenhalt in der Knospe bewirkt wird.

Was die Staubblätter anlangt, so ist ein Querschnitt in Abb. 19 VII wiedergegeben. Auf der linken Seite bemerkt man eine Randzelle, welche sich nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus teilt. Am rechten Rand ist wahrscheinlich die Randzelltätigkeit bereits erloschen, da mehrere subepidermale Zellen sich tangential geteilt haben. Dieses Staubblatt verhält sich also ebenso wie das von *Cleome gigantea.*

f) *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*). Blumenblattränder dieser Pflanze führt Abb. 20 I—III vor Augen. Sie weisen eine lang dauernde Breitenentwicklung auf, die entweder nur von zweischneidigen oder auch gegen Ende der subepidermalen Aktivität von einschneidigen Marginalinitialen durchgeführt wird. I zeigt bei *R* eine große, zweischneidige Randzelle (punktiert). Ihre Derivate bauen zunächst zwei subepidermale Zellagen auf, die weiter innen (so z. B. bei *x*) erneut eine Aufgliederung erfahren. Wenn in dieser Randzelle eine senkrecht zur Blattfläche gerichtete Wand auftritt, so gelangen wir zu den Randansichten in II und III, die eine einschneidige Randzelle (*R*) erkennen lassen. Die Lage der weiter innen befindlichen Zellwände deutet auf die frühere Tätigkeit einer zweischneidigen Initiale hin.

g) *Cammassia esculenta.* Diese aus Nordamerika stammende Liliacee zeigt in der Breitenentwicklung ihrer Perianthblätter ganz ähnliche Verhältnisse wie *Galanthus nivalis.* Die frühere Tätigkeit einer zweischneidigen Randzelle ist aus dem Zellgefüge bei *x* in Abb. 20 IV ablesbar. An ihre Stelle trat eine einschneidige Marginalzelle (*R*), welche die subepidermale Zellreihe von x bis R abgliederte. Beendet wird das Breitenwachstum durch die epidermale Initiale *R'* (dick umrissen), die einen schmalen, epidermalen Saum erstehen läßt.

h) *Ranunculus arvensis.* Bei den Kelchblättern dieser Pflanze (Abb. 20 V) handelt es sich um Organe, die ihr Breitenwachstum mit epidermalen Randinitialen (*R'* in V) , welche aber relativ kurz tätig sind, beenden. Ihnen voraus gehen subepidermale, einschneidige Marginalzellen (*R*). Das weiter innen gelegene Gewebe läßt auch hier die ehemalige Tätigkeit zweischneidiger, subepidermaler Randzellen erkennen. Das gesamte Mesophyll ist durch sie aufgebaut worden.

i) *Canna indica.* Die Blüte dieser Scitaminee ist bekannt durch ihre starke Asymmetrie. Von den sechs Staubblättern ist

eins völlig unterdrückt, vier sind in kronblattartige Staminodien umgewandelt und nur das hintere ist fruchtbar, und zwar derart, daß nur ein Rand eine zweifächerige Theka entwickelt, während die linke Flanke staminodial in Erscheinung tritt. Uns wird hauptsächlich das fertile Staubblatt und das Staminodium, welches diesem gegenüberliegt, das Labellum, interessieren. Was zunächst das Staubblatt anlangt, so geben uns über die Gesamtform des Querschnittes Abb. 21 I und II Auskunft. Wir können die fertile

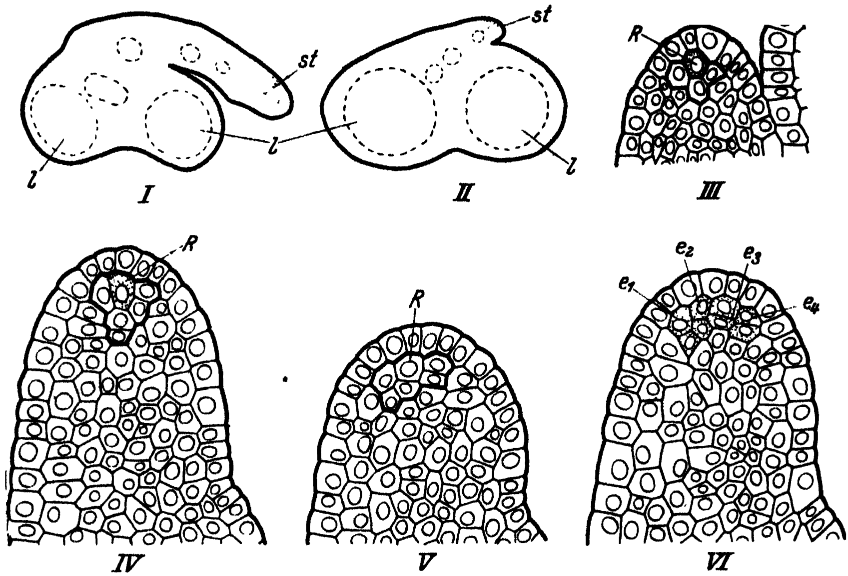


Abb. 21. *Canna indica*, Breitenentwicklung des fertilen Staubblattes der Blute. I, II Querschnitte durch die Antherenregion III—VI Querschnitte durch verschieden alte Stadien der Randpartie des staminodialen Flügels

Hälfte (Theka), deren Lokulamente mit l bezeichnet sind, und den staminodialen Flügel st unterscheiden. In Abb. 21 III—VI sind verschiedene Stadien wiedergegeben, die die histogenetische Entwicklung des staminodialen Flügels erläutern. III (Übersicht in II) zeigt eine subepidermale Randzelle (punktiert), welche nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus aufspaltet. Dieser Entwicklungsmodus ist für den gesamten Aufbau des staminodialen Randes verantwortlich zu machen. So sehen wir in IV eine Randzelle (Übersicht in I), die ihre Tätigkeit bald einstellen wird. Die rechte Nachbarzelle der eigentlichen Randinitiale hat sich bereits tangential aufgeteilt. Wenn nun die Randzelle und die linke Nachbarzelle ebenfalls eine Spaltung durch eine Periklinalwand erfahren,

so gelangen wir zu V. Interessant ist, daß der staminodiale Flügel denselben Abschlußmodus in der Breitenentwicklung zeigt, wie wir ihn an den Staubblättern von *Cleome gigantea* (Abb. 11 III und IV) finden konnten. Dieses Beispiel schließt sich also auch dem Schema Abb. 12 III an. In VI ist schließlich ein Stadium dargestellt, in dem die Randzelltätigkeit bereits abgeschlossen ist und in welchem die periklinalen Teilungen auch auf die benachbarten, subepidermalen Zellen übergreifen (Zellgruppen e_1—e_4).

Wie steht es nun mit der Ausbildung einer Randzelle in der fertilen Hälfte? Bei allen untersuchten Stadien mehrerer Objekte konnte ich niemals eine solche entdecken. Es findet nur eine radiale Verdickung durch periklinale Aufspaltungen in der subepidermalen Lage statt, welche bewirkt, daß ein massiger Körper entsteht, in dem relativ früh zwei Lokulamente angelegt werden. Schon von Payer (32) wird das starke Voraneilen in der Entwicklung der Anthere hervorgehoben. Ebenso stellte Eichler (13) fest, daß von den inneren Anlagen es die Anthere des fertilen Staubblattes sei, welche die übrigen Primordien bald überrage und an Masse übertreffe. Schachner (38) weist auf die Tatsache hin, daß durch eine starke Asymmetrie die Glieder der einzelnen Kreise nacheinander angelegt werden und von jedem einzelnen Blatte wieder die eine Hälfte gefördert wird. Am stärksten aber sei die Asymmetrie des ersten Gliedes beim inneren Kreis. Dessen fertiler Teil sei die geförderte Hälfte und die petaloide Seite die geminderte. Es sei daher auch verständlich, daß die Lokulamente sehr früh angelegt werden und im Gefolg davon die Verdickungsprozesse stärker in Erscheinung treten. Wenn man sich vorstellt, daß die Randzellen nach dem Muster der Staubblattanlagen von *Tropaeolum maius* und *T. peregrinum* (Abb. 15 III, IV und Abb. 16 III, IV) abortieren und nur eine radiale Verdickung stattfindet, so gelangt man zu den für die fertile Antherenhälfte von *Canna indica* charakteristischen Verhältnissen. Die Übersichtsbilder (Abb. 22 I und II) von Querschnitten durch eine junge Infloreszenz zeigen (punktierte Partien) das frühe Hervortreten des fertilen Staubblattanteiles.

Ränder des Labellums, also eines staminodial gewordenen Staubblattes, sind in Abb. 22 III—V dargestellt. Die Verbreiterung wird auch hier durch Randzellen (*R*) bewirkt, die ihre Aufteilung nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus erfahren. In III sieht man noch deutlich die periklinale und die beiden antiklinalen Wände. Im nächsten Bild (IV) hat die neue Randinitiale an Größe zugenommen und wird sich bald periklinal aufteilen. Die Derivate

haben eine weitere Aufgliederung erfahren. In V ist bereits die eine Antiklinalwand gebildet worden, die rechte Zelle ist die größere und wird sich bald erneut antiklinal in zwei Zellen teilen. — Wir können also insgesamt feststellen, daß das Labellum — und ebenso verhalten sich die anderen Staminodien — in ihrer Breitenentwicklung mit den Kelch- und Blumenblättern übereinstimmen.

k) *Magnolia acuminata.* Querschnitte durch Ränder von Perianthblättern dieser Pflanzen sind in Abb. 22 VI und VII

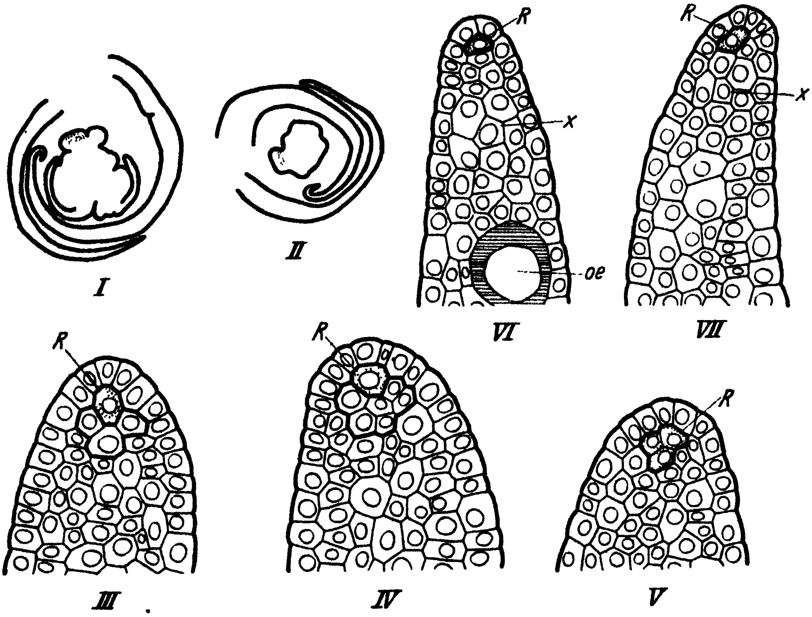


Abb. 22 I—V *Canna indica.* I, II Querschnitte durch junge Blüten mit Staubblattanlagen (diese punktiert hervorgehoben). III—V Ränder des Labellums. VI, VII *Magnolia acuminata,* Blumenblattränder quer. *oe* Sekretblätter

gezeichnet. Auch hier sind wiederum subepidermale Marginalzellen ausgebildet. Da jüngere Stadien nicht studiert wurden, so kann über die Tätigkeit von früheren Randzellen nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus nichts ausgesagt werden. Aus VII können wir ersehen, daß später eine zweischneidige, subepidermale Randzelle am Werke ist, die zwei Zellagen aufbaut, von denen die innere in x eine weitere Aufgliederung erkennen läßt. Gegen Beendigung der Marginalentwicklung kann eine einschneidige Initiale ausgebildet werden. Eine solche ist auch in VI tätig. Ihr voraus ging eine zweischneidige Marginalzelle, wie aus dem Zellgefüge geschlossen werden kann. In *oe* ist einer der Ölschläuche angeschnitten, die bei

den *Magnoliaceen* im Parenchym von Stamm und Blatt angetroffen werden.

1) *Nymphaea colorata*. *Nymphaea*-Arten sind besonders dazu geeignet, die Übergänge zwischen Blütenorganen, die ein langes Randwachstum aufweisen, und solchen, welche keinerlei Marginalzellen mehr besitzen, aufzuzeigen. Betrachtet man die Querschnitte

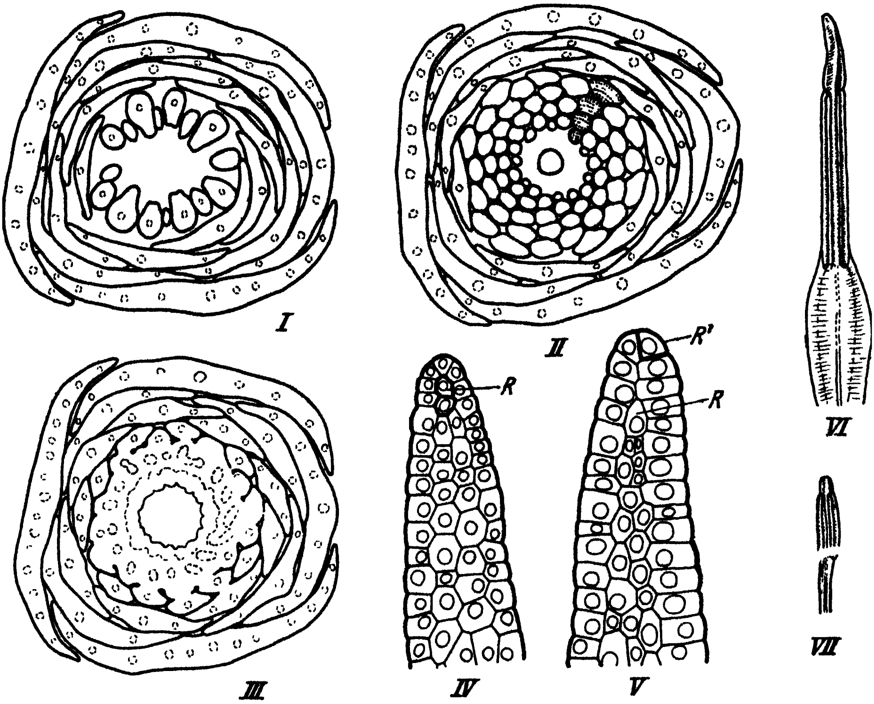


Abb. 23. *Nymphaea colorata*. I—III Querschnitte durch die junge Blüte (in verschiedener Höhe gefuhrt. IV, V Ränder von Perianthblättern, quer. VI Äußeres Staubblatt. VII Inneres Staubblatt

in Abb. 23 I—III, welche durch eine junge Blüte in verschiedener Höhe geführt sind, so kann man vermuten, daß die Perianthblätter durch eine lange Marginalzelltätigkeit ausgezeichnet sind, während sich für die Staubblätter, welche in II und III angeschnitten sind, eine Verminderung der subepidermalen Initialenaktivität von außen nach innen wird ergeben müssen.

Wenden wir uns zunächst den Perianthblättern zu. Der Rand eines äußeren Blütenblattes (V) läßt eine mit R' bezeichnete epidermale Randzelle in Erscheinung treten, welche einen dermatogenen Saum aufbaut. Die frühere, subepidermale Randzelle R ist

einschneidig und ging, worauf das Zellgefüge des Mesophylls hindeutet, aus einer zweischneidigen Initiale hervor. An den weiter innen gelegenen Perianthblättern ist auch im erwachsenen Zustand nur selten die frühere Tätigkeit epidermaler Initialen zu bemerken. Wird aber dennoch eine solche gebildet, so ist sie nur kurze Zeit tätig. Dagegen trifft man bei den inneren Perianthblättern oft die Verhältnisse Abb. 23 IV an. Es werden gegen Ende der Randent-

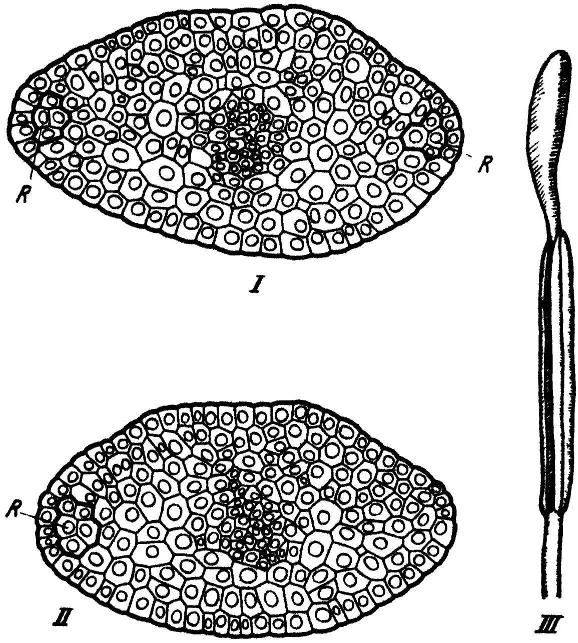


Abb. 24. I, II *Nymphaea colorata,* Querschnitte durch den Antherenbereich eines peripher gelegenen Staubblattes III *Nelumbium speciosum, Staubblatt* mit Anhangsel

wicklung nur einschneidige, subepidermale Randzellen ausgebildet, denen zweischneidige vorangehen. Doch geben diese bloß wenige Segmente ab (IV, dick umrissen). Querschnitte durch ganz junge Perianthblattanlagen konnten leider nicht beobachtet werden. Wahrscheinlich ist es aber, daß an ihnen zuerst nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus segmentierende Randzellen vorhanden sind.

Verfolgt man die Entwicklung der S t a u b b l ä t t e r, so lassen die äußersten schon auf dem Übersichtsbild Abb. 23 II eine größere Breitenentwicklung vermuten als die inneren, und die der mittleren Region werden eine Zwischenstellung einnehmen. Der Habitus eines zum äußersten Zyklus gehörigen Staubblattes ist in Abb. 23 VI ge-

zeichnet. Das Filament, von dem weiter unten noch ausführlicher die Rede sein wird, ist breit und blumenblattartig, die Antherenregion zeigt ebenfalls eine gewisse Verbreiterung, das Konnektiv und der in seine Verlängerung fallende Fortsatz sind stark verdickt. Ganz anders ist dagegen das Gesamtbild eines Staubblattes vom inneren Zyklus (VII). Hier ist das Filament schmal, jedoch gleichfalls blumenblattartig, der Spitzenteil und das Konnektiv dagegen

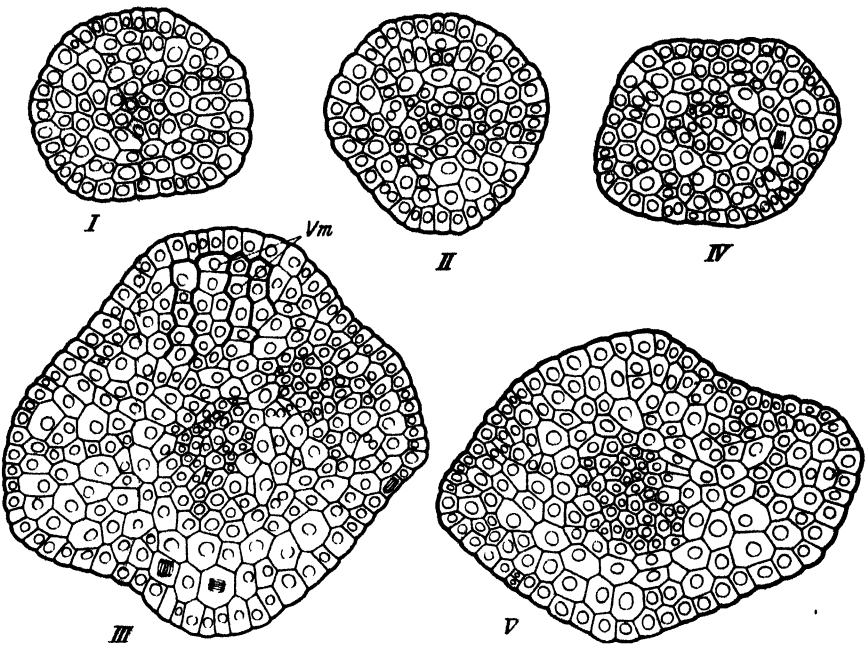


Abb. 25. *Nymphaea colorata*, Querschnitte durch den Antherenbereich von Staubblattern aus verschiedenen Regionen des Androeceums

sind weniger verdickt. Die histogenetischen Befunde sind in Abb. 24, 25 und 26 zusammengestellt. Abb. 24 I und II zeigen Schnitte durch den Antherenbereich eines jüngeren Staubblattes des äußeren Zyklus. In I sind die Abkömmlinge der beiden einander gegenüberliegenden subepidermalen Marginalzellen (*R*) dick umrissen. Beide Randzellen spalten nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus auf. Während die Initiale der linken Seite eben eine tangentiale Wand ausbildete, hat die rechte Randzelle einen Teilungszyklus abgeschlossen. Durch periklinale Teilungen in der subepidermalen Zellschicht der Ober- und Unterseite hat sich die Antherenregion außerdem verdickt. Bei älteren Stadien erfahren die

Verdickungsvorgänge eine Lokalisierung. Auf der adaxialen Seite der Konnektivregion erscheint im Verlaufe der Weiterentwicklung ein Ventralmeristem (Abb. 26 III). Auf dem Querschnitt durch ein junges äußeres Staubblatt in Abb. 26 II ist das adaxiale Meristem schematisch angedeutet. Das Randwachstum ist bereits abgeschlossen und es beginnen sich zwei Lokulamente auszudifferenzieren. Durch die Tätigkeit dieses Ventralmeristems wird ein

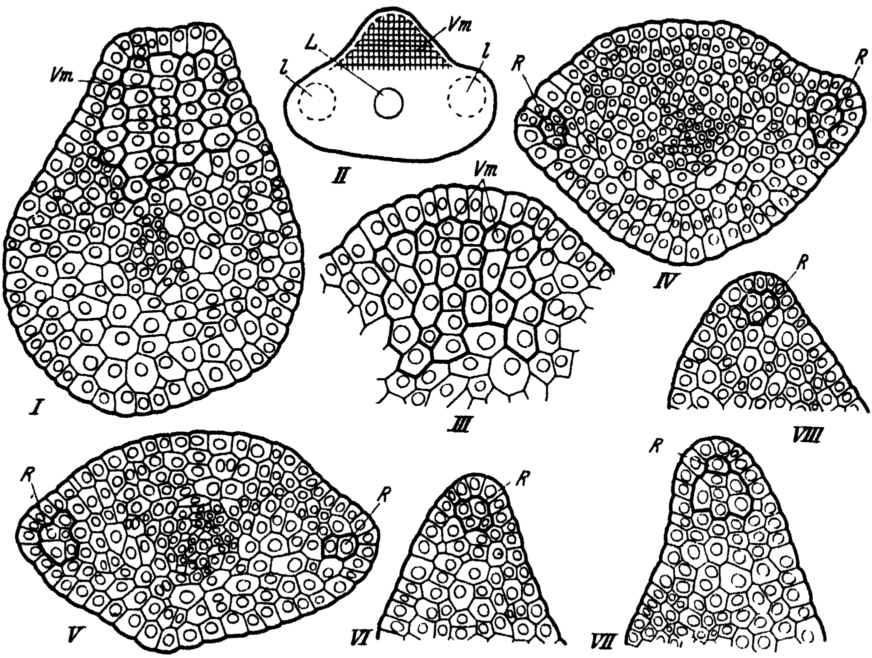


Abb. 26. *Nymphaea colorata.* I Querschnitt durch den Konnektivfortsatz. II, III Verdickung im Konnektivbereich. IV–VIII Filamentquerschnitte von Staubblättern aus verschiedenen Regionen des Androeceums. *L* in II Leitbündel

starker Zuwachs auf der adaxialen Seite bewirkt, der die endgültige Antherenform bestimmt (Abb. 24 III). Erst in dem auf diese Weise entstandenen Gewebe wird ein zweites Paar Pollenfächer ausgebildet. Sehr erheblich ist die Verdickung des massiven Spitzenteils der äußeren Staubblätter, welcher die Fortsetzung des Konnektivs darstellt. In Abb. 23 I sind solche „Anhängsel" angeschnitten. Das histogenetische Bild (Abb. 26 I) zeigt uns ein Ventralmeristem, dessen Tätigkeit längere Zeit anhält, so daß ein massiges Gebilde entsteht. Auf ähnliche Weise kommt sicher auch das große Anhängsel der Staubblätter von *Nelumbium speciosum* (Abb. 24 III)

zustande, welches wie bei *Nymphaea colorata* als Fortsetzung des Konnektivs in Erscheinung tritt. An einer jungen Anthere der mittleren Region (Abb. 25 I) vermissen wir die Randzellen; nur die radialen Verdickungsprozesse sind zu beobachten. Ein älteres Stadium (III) läßt ebenfalls nur Verdickungen durch periklinale Teilungen der subepidermalen Schicht erkennen. Auf der adaxialen Seite tritt im Konnektivbereich später eine stärkere Aufteilung der subepidermalen Zellen ein (Ventralmeristem *Vm*, Abb. 25 III). Auch an Querschnitten durch Antheren des inneren Zyklus (Abb. 25 II—V) treten keinerlei Randzellen in Erscheinung.

Es muß noch ein Blick auf die Filamente geworfen werden. Die der äußeren Staubblätter weisen eine recht lange anhaltende Marginalentwicklung auf (Abb. 26 VI—VIII). In VI und VIII spalten die Randzellen *R* (dick umrissen) nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus auf. Ein etwas älterer Saum (VII) zeigt einen Übergang vom Periklinal-Antiklinal-Modus zum zweischneidigen. Durch Vergrößerung der eigentlichen Randzelle und die Anlegung einer schrägen Zellwand folgt dieses Beispiel ganz dem Schema Abb. 8 VI. Am Filament eines mittleren Staubblattes (Abb. 26 V) kommt es niemals zur Ausbildung zweischneidiger Randzellen, sondern die dick umrandeten Zellen *R* teilen sich periklinal-antiklinal. Ebenso verhalten sich die Filamente der inneren Staubblätter, von denen eins in IV abgebildet ist (Randzelle R dick umrissen). Die äußeren Filamente gleichen also in ihrer Breitenentwicklung den inneren Perianthblättern, lassen die dort die Randentwicklung beschließende, dem zwei- und einschneidigen Segmentierungsmodus folgende Endphase ausfallen und näheren sich darin dem Verhalten typischer Filamente an.

Wenn man rückblickend die untersuchten Staubblätter betrachtet, so kann festgestellt werden, daß es Staubblätter mit langanhaltendem Marginalwachstum gibt, und solche, welche überhaupt keine Randzelltätigkeit erkennen lassen. Um die Beziehungen zwischen beiden herauszuarbeiten, soll für die besprochenen Fälle ein schematischer Überblick gegeben werden (Abb. 27). Sämtliche Staubblattprimordien, mögen sie von rundlicher oder elliptischer Gestalt sein, erfahren anfangs eine radiale Verdickung, indem die subepidermalen Zellen sich periklinal teilen (Abb. 27 I). Kommt es nun zur Randzellanlegung, so gelangen wir zu Abb. 27 II, wo die Randinitialen *R* sich bereits in voller Tätigkeit befinden. Auf der

Ober- und Unterseite erfolgt gleichzeitig eine radiale Verdickung (subepidermale Teilungen *P*). Ist das Randwachstum ausgedehnt, wie z. B. an den Staubblättern von *Nymphaea colorata*, werden also die Lokulamente spät herausdifferenziert und hält die radiale Verdickung ebenfalls lange an, so kommen wir zu III. Es entsteht auf diese Weise ein Staubblatt mit breitem Konnektiv. Tritt da-

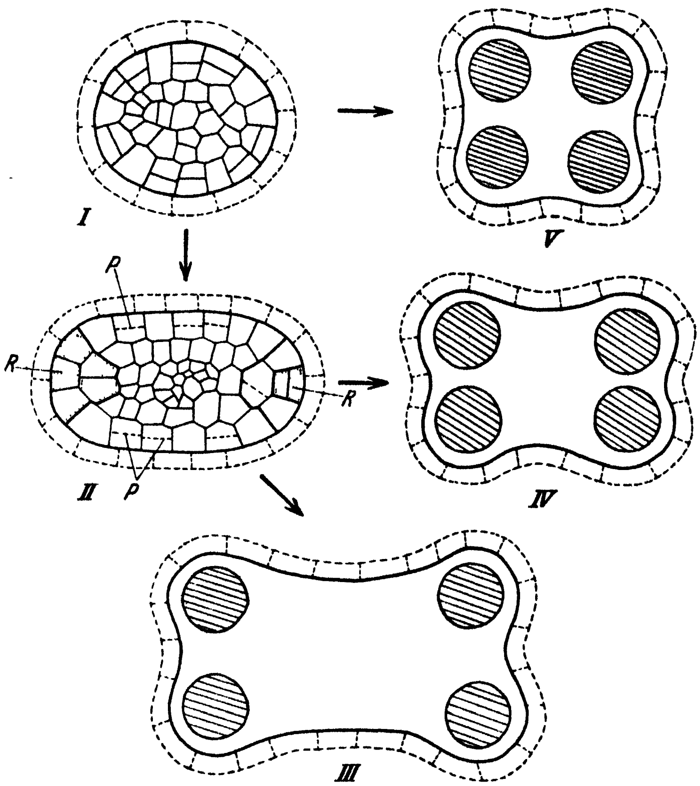


Abb 27. Schematische Übersicht über die Breiten- und Dickenentwicklung der Staubblätter Lokulamente in III—V schraffiert

gegen in der Breitenentwicklung eine Hemmung ein und sind die Marginalzellen nur kurze Zeit tätig, wie etwa bei *Cleome gigantea*, *Cobaea scandens* und bei *Nymphaea colorata* (Abb. 24 I), so werden in Stadium II nach Beendigung der Randzelltätigkeit die Lokulamente ausgegliedert und wir erhalten die Verhältnisse Abb. 27 IV. Geht nun die Reduktion noch weiter, so treten die Randinitialen überhaupt nicht in Erscheinung und es findet nur eine radiale Verdickung, bedingt durch periklinale Teilungen in der gesamten subepidermalen Zellschicht, statt. Solche Beispiele waren

Tropaeolum maius, T. peregrinum und die inneren Staubblätter von *Nymphaea colorata*. Wir gelangen in diesem Falle von der mehr oder weniger rundlichen Anfangsgestalt auf direktem Wege von I zu V, wo die Pollenfächer also sehr früh auftreten. Bei ausgedehnteren Untersuchungen wird es möglich sein, alle übrigen Staubblätter dieser Reihe einzugliedern.

m) *Aloë eru.* Äußere und innere Perianthblätter dieser Pflanze (Abb. 28 I—IV) weisen eine lange Breitenentwicklung auf.

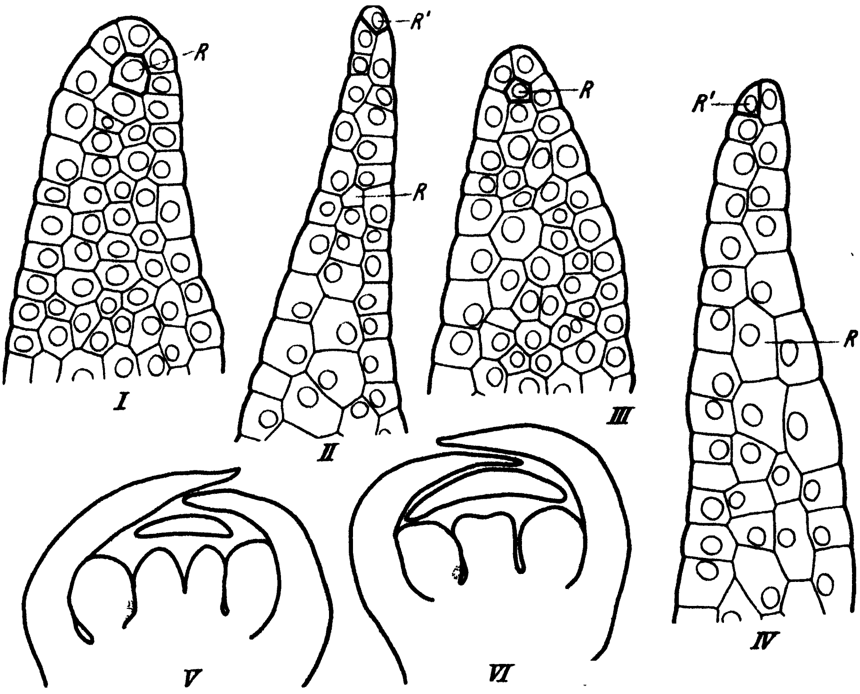


Abb 28 *Aloë eru.* I—IV Randentwicklung der Perianthblätter V, VI Übersichtsbilder zur Staubblattentwicklung

Abschließend sind stets epidermale Randzellen tätig. II gibt den Saum eines äußeren Perianthblattes und IV den eines inneren wieder, wo die epidermalen Marginalzellen *R'* (dick umrissen) durch zweischneidige Segmentierung dermatogene Säume ausbilden. Ihnen voraus gehen einschneidige subepidermale Initialen (*R* in II und IV), welche ein einschichtiges Mesophyll aufbauen. Wie I und III lehren, entstehen diese aus ehemals zweischneidigen Randinitialen. Da das innere Gewebe sowohl bei dem äußeren Blütenblatt (I) als auch bei dem inneren (III) mehrschichtig ist,

so kann die Vermutung ausgesprochen werden, daß auf jüngeren Stadien Randzellen anwesend waren, die nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus aufgliederten.

Die Staubblätter sind epipeltat. Es ist also das Filament nicht an der Basis des Konnektivs, sondern auf dessen Unterseite inseriert, was zur Folge hat, daß der basale Konnektivfortsatz zur Blütenachse hinweist. Bei der Frage nach dem Zustandekommen der Peltation handelt es sich auf Grund der Untersuchungen, die

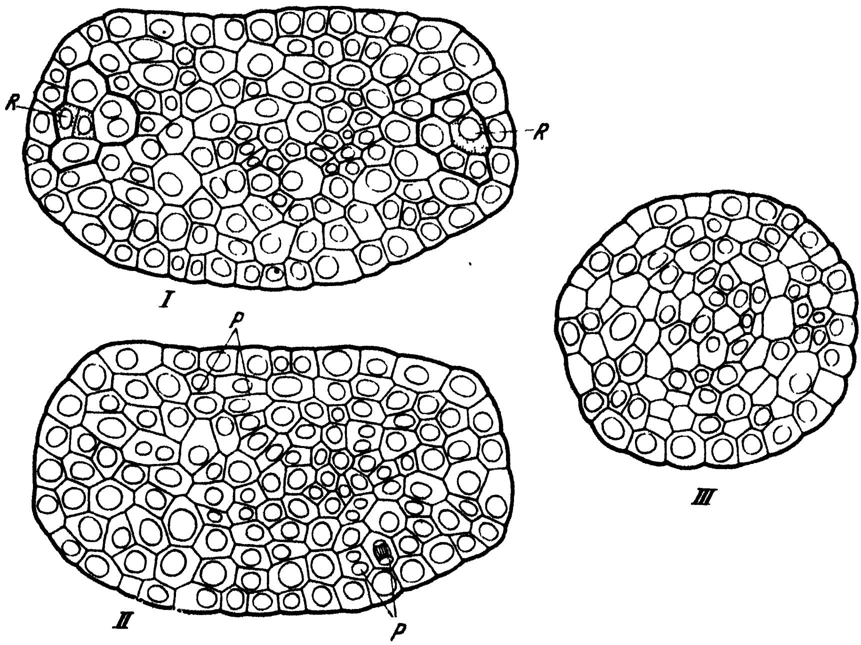


Abb 29. *Aloë vera*, Staubblattentwicklung. I, II Querschnitte durch die Antherenregion. III Filamentquerschnitt

Platz (33, siehe auch Troll 53, S 1758!) an schildförmigen Laubblättern ausgeführt hat, um folgende Fragen: 1. Wie geht die Breitenentwicklung im Antherenbereich vor sich? 2. Kann auch hier von einer Querzone im Sinne peltater Laubblätter gesprochen werden? 3. Sind die Filamente peltater Staubblätter unifazial gebaut?

Was zunächst die Breitenentwicklung anlangt, so geben uns die Querschnitte Abb. 29 I und II Aufklärung. I zeigt nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus segmentierende Randzellen (*R*). Zugleich findet durch Teilungsprozesse in der subepidermalen Lage ober- und unterseits eine radiale Verdickung statt (*P* in II). Die marginale Entwicklung hält relativ lange an. In II jedoch scheint

das Randwachstum bereits sein Ende gefunden zu haben, da fast alle subepidermalen Zellen an beiden Rändern periklinale Teilungen aufweisen.

Frage 2 und 3 beschäftigen sich mit der Peltation der Staubblätter. Mediane Längsschnitte durch junge Staubblätter sind in Abb. 30 I und II wiedergegeben (dazu gehörige Übersichtsbilder in Abb. 28 V und VI). Wie diese veranschaulichen, ist anfangs die Anthere allein vorhanden. Die jüngere Anlage (II) hat eine zylindrische Gestalt. Radiale Verdickungen durch periklinale Teilungen

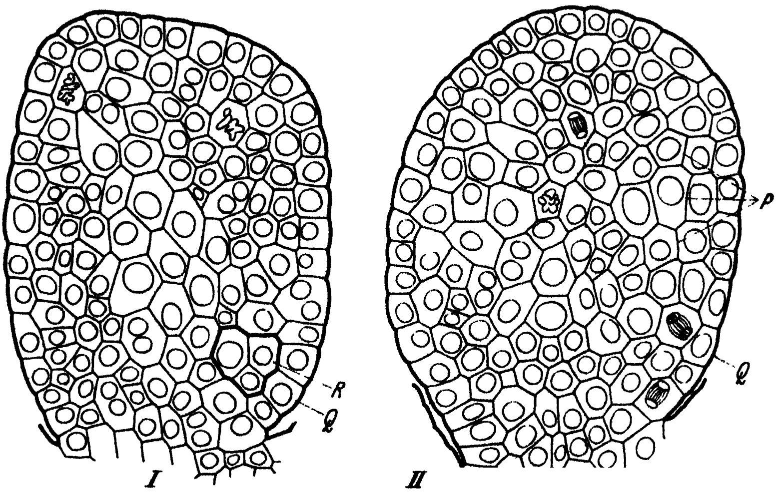


Abb. 30. *Aloë eru,* Entwicklung epipeltater Staubblätter in medianen Langsschnitten

in der subepidermalen Schicht sind bei *P* erkennbar. Bei *Q* müßte sich nach dem Muster peltater Laubblätter infolge der Tätigkeit einer die seitlichen Randzellreihen miteinander verbindenden Querreihe subepidermaler Randzellen ein Querwulst bilden. Ob die Mitose bei *Q* bereits den Beginn des Prozesses darstellt, kann nicht entschieden werden. In I sind die Dinge schon übersichtlicher. Bei *Q* ist eine geringe Hervorwölbung zu bemerken, welche auf die Tätigkeit einer Randzellreihe zurückzuführen ist. Eine subepidermale Marginalzelle, die sich nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus teilt, ist in *R* getroffen. Einen medianen Längsschnitt durch eine ältere Staubblattanlage zeigt Abb. 31 II (Übersichtsbild in I). Hier ist bereits das Filament zu erkennen, auch hat die Querzone schon größere Ausmaße angenommen. Das histogenetische Gesamtbild Abb. 31 II läßt einmal die radialen Teilungsprozesse der subepidermalen Schicht im Antherenbereich hervortreten, zum anderen

ist in der Querzone *Q* ein deutlicher Randzellkomplex *R* (punktiert) nachweisbar. Wie der vergrößert gezeichnete Ausschnitt des Querzonenbereiches in Abb. 31 III noch deutlicher zeigt, gliedert sich die Marginalzelle *R* nach dem Peri-Antiklinal-Typus auf. Zuerst wurde die periklinale Wand gebildet, danach folgte die antiklinale. Auffallend ist die Größe der oberen Zelle und die ihres Kernes. Sie wird sich bald antiklinal teilen. Bei Fortführung ihrer Tätigkeit bauen die Randinitialen in Richtung des Pfeiles einen Querwulst auf. Auch oberhalb der Randzellreihe zeigen die sub-

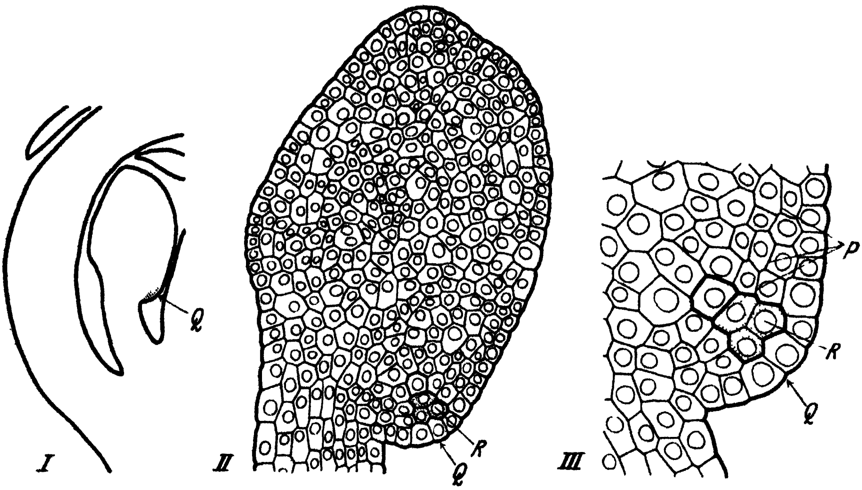


Abb. 31. *Aloë eru*, Entwicklung epipeltater Staubblätter in medianen Längsschnitten

epidermalen Zellen Verdoppelungen (in *P*), welche für die radiale Verdickung sorgen. Wir können also zur Frage 2 feststellen, daß eine typische Querzone auftritt, die einer nach dem Periklinal-Antiklinal-Modus tätigen Randzellreihe ihre Entstehung verdankt. Die epipeltaten Staubblätter verhalten sich darin ebenso wie schildförmige Laubblätter, für welche die schon weiter oben angeführten Untersuchungen von Platz das Auftreten subepidermaler Marginalzellen in der Region der Querzone lehrten.

Es muß nun noch das Problem aufgeworfen werden, ob das Filament der epipeltaten Staubblätter dem Stiel eines schildförmigen Laubblattes homolog ist. Wenn dem so wäre, müßte es unifazial gebaut sein und ebenso wie die unifazialen Stiele der Schildblätter durch eine runde Querschnittsform ausgezeichnet sein, an der keinerlei Randzellreihen zu bemerken sind. Der Querschnitt durch ein Filament in Abb. 29 III läßt nur eine radiale Verdickung

erkennen. Doch ist dasselbe auch bei vielen anderen Staubblättern der Fall. Zur Entscheidung darüber, ob Unifazialität vorliegt, reicht dieser Befund nicht aus. Da zudem das Leitbündelsystem stark reduziert ist, so können auch aus ihm, wie bereits SCHAEPPI (39) betont hat, keine beweisenden Schlüsse gezogen werden. Die dritte Frage muß zur Zeit also noch offen bleiben.

n) *Nicandra physaloides.* Wir haben eine sympetale Pflanze vor uns. Es ist daher ein Randwachstum in der K r o n e nur im

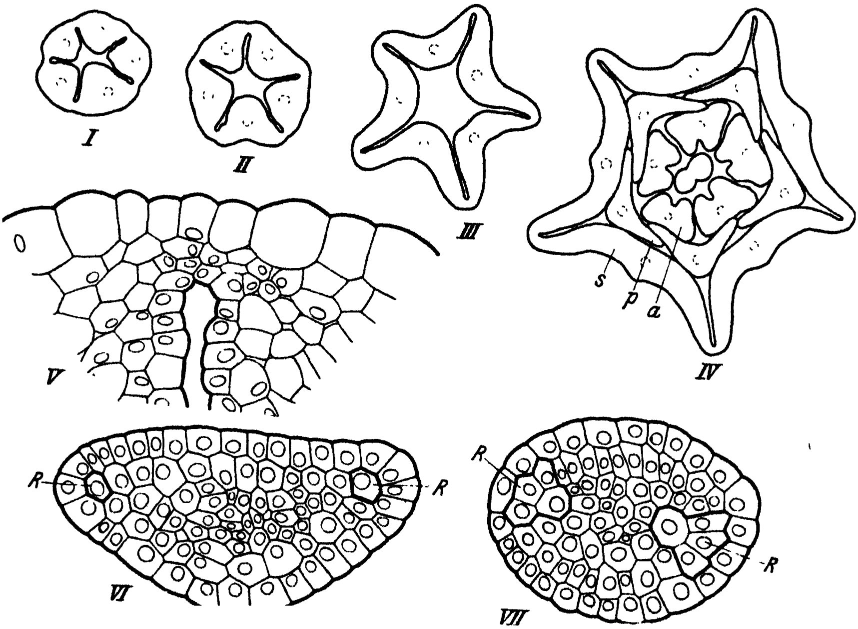


Abb. 32. *Nicandra physaloides.* I—V Kelchquerschnitte. VI Querschnitt durch einen freien Kronzipfel. VII Querschnitt durch ein Staubblatt. Erklärung im Text

Bereich der freien Zipfel möglich. Einer derselben ist in Abb. 32 VI quergeschnitten. An beiden Rändern sind subepidermale Marginalzellen (*R*) zu bemerken. Nach zweischneidig-segmentierender Weise geben sie rechts und links Zellen ab. Ihre Tätigkeit dauert einige Zeit an, wie aus der Gestalt der Kronzipfel bei *p* in IV zu ersehen ist, und es wird eine Verbreiterung bewirkt. Mit demselben Ergebnis wurde als weiteres Sympetalenbeispiel *Lagenaria vulgaris* (*Curcurbitaceae*) untersucht. Auch die Staubblätter von *Nicandra* entwickeln sich in die Breite, was mit Hilfe periklinal-antiklinal sich teilender Marginalzellen (VII) geschieht. Aus der erwachsenen Antherenform in IV (*a*) kann man schließen, daß die marginale Entwicklung auch hier relativ lange währt.

3. Flächenentwicklung

Bei Laubblättern ist die Breitenentwicklung der Blattspreite nicht nur eine Wirkung des Randwachstums, sondern auch ein Flächenwachstum nimmt daran Anteil. Nach der zusammenfassenden Darstellung bei Troll (53, S. 1011) handelt es sich bei diesem Vorgang nicht nur um eine Zellstreckung, sondern um ein von wirklichen Zellvermehrungen begleitetes Wachstum, das in halbmeristematischen Geweben stattfindet.

Wie verhalten sich nun die Kelch-, Blumen- und Staubblätter in dieser Hinsicht? Was zunächst die Staubblätter betrifft, so kommt bei ihrer fadenförmigen Gestalt ein Flächenwachstum von vornherein nicht in Betracht. An den von mir studierten Blumenblättern fand ich nur bei *Cleome gigantea* ein geringes Flächenwachstum. Weithin dürfte es ganz fehlen. Es müßten jedoch die Blumenblätter in dieser Hinsicht noch genauer untersucht werden. Die Nervaturstudien im dritten Kapitel legen die Vermutung nahe, daß die nachträgliche Verbreiterung der zwischen den Nerven gelegenen Flächenbezirke im wesentlichen auf Zellstreckungsvorgängen beruht. Ebenfalls eingehender geprüft müßten die Kelchblätter werden. Bei *Cobaea scandens* (Abb. 19), wo ein sehr langes Randwachstum subepidermaler Art die Ausbildung des Kelches bewirkt, ist auch ein Flächenwachstum in den halbmeristematischen Regionen zu bemerken. Der Hauptanteil an der Breitenentwicklung fällt jedoch auch hier der marginalen Entwicklung zu. Ähnlich verhält sich der Kelch von *Nicandra physaloides*. Die Querschnitte Abb. 32 I—IV, welche in verschiedener Höhe durch eine junge Blüte geführt sind, lassen eine Verwachsung der Sepala erkennen. Eine Verwachsungsstelle ist in V vergrößert wiedergegeben. Die valvat-reduplikative Knospenlage (Abb. 32 III und IV) muß hier schon deshalb die Folge gesteigerten Flächenwachstums der Kelchblattflügel sein, weil für deren Verbreiterung ob der Gamosepalie das Randwachstum ausscheidet.

III. Kapitel

Nervatur und Randwachstum

Vorbemerkung

In diesem Kapitel soll untersucht werden, inwieweit die Nervatur von Perianth-, Kelch-, Blumen- und Staubblättern Beziehungen zum Nervenverlauf in den Laubblättern, überhaupt den vegetativen Blattorganen, erkennen läßt. An sich bestehen nicht un-

beträchtliche Verschiedenheiten. Diese brauchen aber nicht von grundsätzlicher Art zu sein. Sie können vielmehr davon herrühren, daß die Blütenorgane auch in der Verteilung des Randwachstums von den Laubblättern stark abzuweichen vermögen.

Was die einschlägige Literatur zu unserer Frage bietet, ist sehr dürftig. Im wesentlichen handelt es sich um Untersuchungen, die über bloße Deskription nicht hinauskommen. Hierher zu rechnen sind die Arbeiten von FRAENKEL (16), SIMONSOHN (44) und SINGHOF (45). Auch der Versuch von KOELLE (25) und BUSSE (8), Vergleiche zwischen Blumen- und Laubblättern zu ziehen, bleibt unvollkommen, ja führt sogar zu negativen Resultaten, weil eben die Vergleichung nicht nach typologischen Gesichtspunkten durchgeführt wird. Dagegen ergeben die zahlreichen Beispiele, welche in den Untersuchungen GLÜCKS (17) über die Nervatur der Perianth- bzw. Kelch- und Blumenblätter enthalten sind, sehr schöne Parallelen zu den Hoch- und Laubblättern. Freilich fehlt auch bei GLÜCK die typologische Betrachtungsweise, die es erst ermöglicht, sowohl aus der Gesamtheit die Laubblattnervaturen als auch aus den Nervaturverhältnissen der Perianth- und Staubblätter die bauplanmäßigen Gemeinsamkeiten herauszufinden. Auch VON GUMPPENBERGS Studie über die Entwicklung der Blütenblätter mit besonderer Berücksichtigung ihrer Nervatur (23), die eine Reihe von sehr brauchbaren Hinweisen auf die Beziehungen zwischen Wachstumsverteilung und Nervenanlegung enthält, verliert sich in eine breite Beschreibung von Einzelheiten.

Allgemein sei vorausgeschickt, daß für die Zahl der in ein Perianth- oder Staubblatt aus der Blütenachse eintretenden Nerven die Breite der Blattinsertion verantwortlich zu machen ist. Bei breitem Ansatz werden mehrere Blattspurbündel vorhanden sein, bei geringer Insertionsbreite dagegen nur wenige. Auch VON GUMPPENBERG weist darauf hin, daß bei den meisten Blumen- und Staubblättern die Ansatzbreite so gering sei, daß nur e i n Spurbündel zur Ausbildung gelange. Ebenso erkennt er die Unterschiede, die in der Ansatzbreite zwischen Kelch- und Blumenblättern bestehen, welch letztere darin den Staubblättern nahestehen, wie sie denn überhaupt ziemlich allgemein als staminodial entwickelte Stamina aufzufassen sind.

Für die Verteilung der Nerven und die Richtung, in der diese zur Ausbildung gelangen, ist auch bei den Blütenorganen die Wachstumsrichtung maßgebend, die zur Zeit der Nervenanlegung in der Blattfläche vorherrscht. Zur Zeit überwiegenden Längen-

wachstums angelegte Nerven werden sich somit längsorientiert zeigen, während vorherrschendes Randwachstum eine Ablenkung des Nervenverlaufes in die Querrichtung zur Folge hat. Da viele Blütenblätter frühzeitig zu einer allseits gleichmäßigen Randentwicklung übergehen, so wird häufig eine mehr oder weniger deutlich radial orientierte Randnervatur zu beobachten sein.

Ein sehr allgemeines Merkmal der hier in Rede stehenden Blütenorgane ist die Offenheit ihrer Nervatur. Sie hängt damit zusammen, daß das Randwachstum schon zu einer Zeit, zu der die Nerven noch in Verlängerung begriffen sind, von einschneidigen subepidermalen Randzellen besorgt bzw. in das Dermatogen verlagert wird. Denn prokambiales Gewebe wird nur in Teilen der Blattanlagen gebildet, die überhaupt Mesophyll enthalten, und in diesen wiederum nur dort, wo das Mesophyll mindestens zweischichtig ist.

In der nachfolgenden Darstellung werden die Mono- und Dikotylen getrennt voneinander behandelt. Und zwar beginnen wir mit den Monokotylen, weil bei ihnen die Beziehungen zwischen der Nervatur der Perianth- und Staubblätter einerseits und der Laubblätter andererseits sich wesentlich einfacher aufzeigen lassen als bei den Dikotylen. Vorher aber soll noch ein Überblick über die Nervaturverhältnisse der Laubblätter in den beiden Abteilungen der Angiospermen gegeben werden.

1. Nervatur der Laubblätter

Gehen wir zunächst auf die Monokotylen ein, so ist mit Troll (53, S. 1068) in erster Linie die große Einheitlichkeit im Grundtypus hervorzuheben, den Abb. 33 I im Schema vor Augen führt. Die Nervatur besteht aus dem Mittelnerven (*m*) und seitlichen Strängen (*l*), die insgesamt longitudinal orientiert sind und als primäre Längsnerven bezeichnet werden.

Neben ihnen kann es auch zur Ausbildung sogenannter sekundärer Längsnerven kommen, solcher nämlich, die gemäß Abb. 33 II nicht aus der Achse in das Blatt eintreten, sondern von den randlich gelegenen primären Längsnerven abzweigen. Zuweilen wird von den primären Längsnerven allein der Medianus (*m*) angelegt, so daß sich das Schema Abb. 33 III bzw., wenn nur je ein sekundärer Längsnerv auftritt, Schema Abb. 33 IV ergibt. Im Extrem ist überhaupt nur der Medianus vorhanden (Abb. 33 V). Beispiele für die dargelegten Verhältnisse liefern etwa verschiedene *Potamogeton*-Arten, so *P. gramineus, P. mucronatus, P. densus*

u. a. (Abb. 34), denen sich als Beleg für die Einnervigkeit des Blattes noch *Helodea canadensis* anreihen läßt.

Die zwischen den primären und sekundären Längsnerven gelegenen Interkostalfelder werden von Kommissuralbündeln versorgt, die mehr oder weniger regelmäßig, etwa nach Art von Leitersprossen, angeordnet sind und meist einen quer zu den Längsnerven gerichteten Verlauf nehmen, zuweilen aber auch vorwiegend längsorientiert sich darbieten. Auch hierfür können die schon ange-

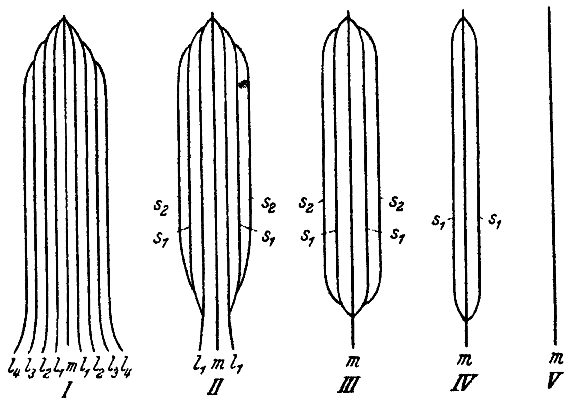


Abb. 33. Grundformen des Nervaturverlaufes in Laubblättern der Monocotyledonen (schematisch). Erweitert nach TROLL

führten *Potamogeton*-Blätter in Abb. 34 als Beispiele dienen. Besonders aufmerksam gemacht sei auf *P. densus* (IV, V), der zeigt, daß zuweilen nur vereinzelte Kommissuren auftreten.

Im allgemeinen ist für die Nervatur der Monokotylenblätter der streng geschlossene Charakter kennzeichnend. Gemeint ist damit die Tatsache, daß die primären sowohl wie die sekundären Längsnerven am Spreitenende miteinander in Verbindung stehen, so zwar, daß der jeweils jüngere in den vorausgehenden einmündet. Die dazwischenliegenden Interkostalfelder sind also nach außen hin abgeschlossen. Von dieser Regel gibt es nur vereinzelt Ausnahmen, die wir besonders unter den *Potamogeton*-Arten antreffen, etwa bei *P. pusillus*, wo die sekundären Längsnerven (s_1) den Anschluß an den Mittelnerven nicht erreichen (Abb. 34 VI), mit dem Erfolg, daß die beiden Interkostalfelder offenbleiben (offene Nervatur).

Bei den Dikotylen herrscht in der Nervatur der Laubblätter nach TROLL (53, S. 1076) der fiedernervige Typus vor, den Abb. 35 I in einem Schema veranschaulicht, das in die Form des Schemas Abb. 35 II übergeht, wenn die dem Mittelnerv entstammenden

Seitennerven aneinander Anschluß gewinnen. Wird nur das basale Paar von Seitennerven ausgebildet, so ergeben sich die Verhältnisse der schematischen Figuren III und IV in Abb. 35, von denen IV etwa in den von GLÜCK (17, S. 480) wiedergegebenen Primärblättern von *Saxifraga hederacea* verwirklicht ist. An Blättern, die nur wenig in die Länge, aber relativ stark in die Breite wachsen, setzt sich die Nervatur von den Seitennerven s_1 aus in gleichsam

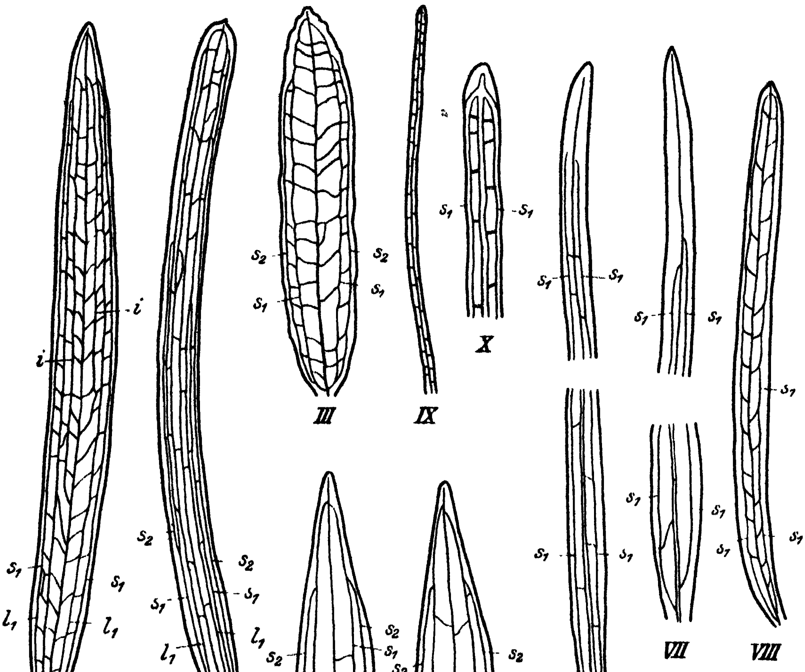


Abb. 34. Laubblätter von *Potamogeton*-Arten. I *P. gramineus;* II *P. mucronatus;* III *P. crispus;* IV, V *P. densus;* VI *P. pusillus;* VII *P. trichoides;* VIII *P. obtusifolius;* IX, X *P. filiformis.* In VI und VII sind nur Basis und Spitzenregion, in IX und X nur die Spitzenregion des Blattes gezeichnet

sympodialer Weise fort, d. h. es gehen aus s_1 die Nerven s_2, aus diesen s_3 usw. hervor (Abb. 35 V). Bei starker Streckung der Blattbasis unterhalb des Ursprungs der Nerven s_1 kommt ein Bild wie in Schema VI zustande, dem z. B. die Blattnervatur von *Raoulia*-Arten folgt, Pflanzen, deren Blätter aus verlängertem Grund sich in eine breite, aber sehr kurze Spreite fortsetzen und zudem, worauf schon TROLL (53, S. 1092) hingewiesen hat, dadurch bemerkenswert

sind, daß die Nervatur ganz oder teilweise offen ist (Abb. 36). An sie werden wir unten anzuknüpfen haben, wenn wir in die Behand-

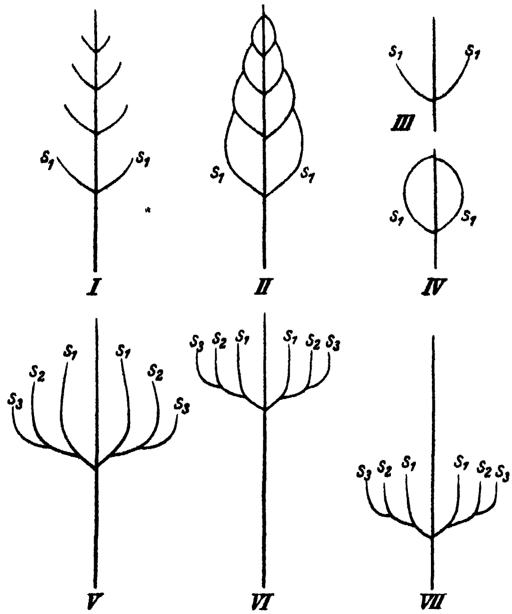


Abb. 35. Nervaturverhaltnisse von Dikotylenblättern, schematisch. s_1 in I—IV basale Seitennerven, die sich in V—VII in sympodialer Weise in den Nerven s_2 und s_3 fortsetzen. Sonstige Erklärung im Text

lung der Nervaturverhältnisse dikotyler Blumenblätter eintreten. Doch kommt dasselbe Schema der Nervenanordnung auch bei ge-

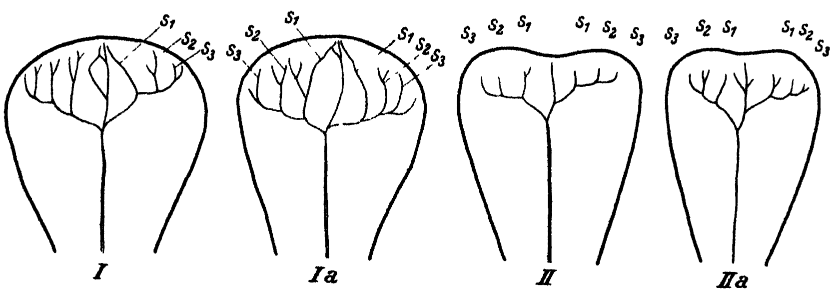


Abb. 36 Laubblätter von *Raoulia*-Arten. I und I a *R. Buchanani*, II und II a *R. rubra*

wöhnlichen Laubblättern vor, weswegen auf Abb. 45 I und die Bemerkungen auf S. 561 verwiesen sei.

2. Nervatur der Perianth- und Staubblätter bei Monokotyledonen

In Übereinstimmung mit den Laubblättern können wir zwischen mehrspurigen und einspurigen Formen unterscheiden, d. h. Blattorganen, die jeweils von mehreren oder nur von einem Spurstrang versorgt werden. Ist überhaupt nur ein Blattnerv (der Mittelnerv) vorhanden, so sprechen wir von einnervigen Blättern. Zu ihnen gehört die Mehrzahl der Staubblätter; doch kommt Einnervigkeit auch bei Perianthblättern vor. Die engsten Beziehungen zu den Laubblättern weisen die einspurigen Perianthblätter auf, weshalb wir mit ihnen die Darstellung beginnen.

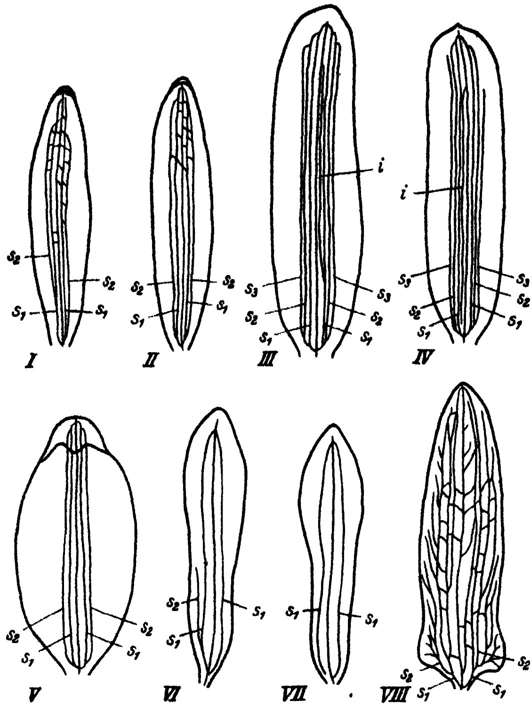


Abb. 37. Perianthblätter von *Camassia Cusickii* (I, II), *Albuca candida* (III—V), *Aloë eru* (VI, VII) und *Tricyrtis hirta* (VIII)

Einspurige Perianthblätter. Abb. 37 zeigt in I und II zwei Perianthblätter von *Camassia Cusickii*, die in der Anordnung der Nerven ganz dem Schema Abb. 33 III gleichen. Wie dort sind neben dem Medianus jederseits zwei sekundäre Längsnerven vorhanden, die im oberen älteren Teil des Blattes durch Kommissuren leiterförmig verbunden sind. Teilweise enden die sekundären Längsnerven frei, was an das Verhalten gewisser *Potamogeton*-Laubblätter (Abb. 34 VI) erinnert. Unterbliebe die Ausbildung der quer verlaufenden Kommissuralnerven, so erhielten wir ein Bild, wie es die äußeren Perianthblätter von *Albuca candida* (Abb. 37 III, IV) zeigen, wo die sekundären Längsnerven jederseits in Dreizahl auftreten und außerdem vereinzelt längsgerichtete Kommissuralbündel (i) sich bilden. Teilweise finden die Bündel s_3 nicht

mehr den Anschluß an die Bündel s_2 und an den inneren Perianthblättern (V) fehlen sie überhaupt. Zur Regel erhoben ist dieses Verhalten bei *Aloë eru*, wo von s_2 höchstens noch Reste vorhanden sind (VI, VII). Mit IV ist im Grundgerüst der Nervatur auch das Perianthblatt von *Tricyrtis hirta* (Abb. 37 VIII) weitgehend identisch, nur daß daran die primären Längsbündel durch eine größere Zahl longitudinaler und querer Kommissuren miteinander verbunden sind. Außerdem sind hier die randwärts gerichteten Auszweigungen der Längsnerven bemerkenswert, deren Auftreten, wie besonders die basalen ohrenartigen Verbreiterungen erkennen lassen, mit einem nach oder schon im Verlauf der Längenentwicklung einsetzenden randlichen Breitenwachstum zusammenhängt. Gesetzt, es wurde dabei das Mesophyll auf eine Zellschicht reduziert oder infolge rein dermatogener Zellproduktion überhaupt unterdrückt, so müßten sich die Randbereiche des Blattes als nervenlose Säume darbieten, wozu man die Perianthblätter von *Camassia* und *Albuca* in I—V vergleiche.

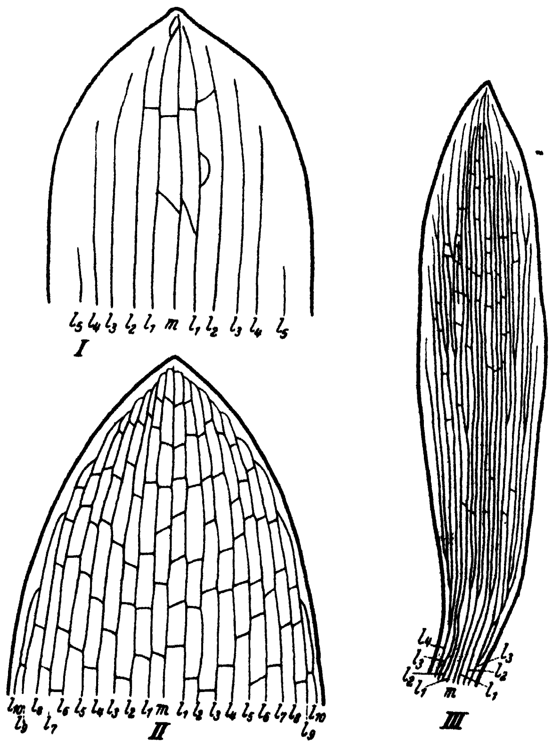


Abb. 38. I, II *Clivia nobilis*, Spitze eines Perianth- und eines Laubblattes. III Perianthblatt von *Canna indica*

Mehrspurige Perianthblätter sind bei den Monokotylen sehr häufig anzutreffen. Ausgegangen sei von *Clivia nobilis*, von der Abb. 38 I die Spitze eines Perianthblattes zeigt. Die sämtlichen Längsbündel darin sind von primärer Natur. Sieht man von dem Umstand, daß sie fast alle frei endigen, und der geringen Zahl der Kommissuren ab, so herrscht die größte Ähnlichkeit mit den

Laubblättern, wie Abb. 38 II lehrt, in der die Spitze eines Laubblattes nach TROLL (53, S. 1070) wiedergegeben ist. Im ganzen liegt also der Perianthblattnervatur das typische Verhalten des Schemas Abb. 33 I zugrunde. Dasselbe gilt für die Perianthblätter von *Canna indica* (Abb. 38 III), nur daß an diesen die Zahl namentlich der longitudinalen Zwischenbündel beträchtlich vermehrt ist. Stärker abgewandelt erweist sich die Nervatur der Perianthblätter von *Fourcroya gigantea* (Abb. 39 I), vor allem deshalb, weil zu dem sonstigen Bündel randwärts gerichtete Auszweigungen hinzukommen. Solche waren schon für *Tricyrtis hirta* (Abb. 37 VIII) zu erwähnen, hier ist ihre Zahl erheblich gesteigert. Vernachlässigt man sie aber zusammen mit den longitudinal orientierten Ästen der Längsbündel und

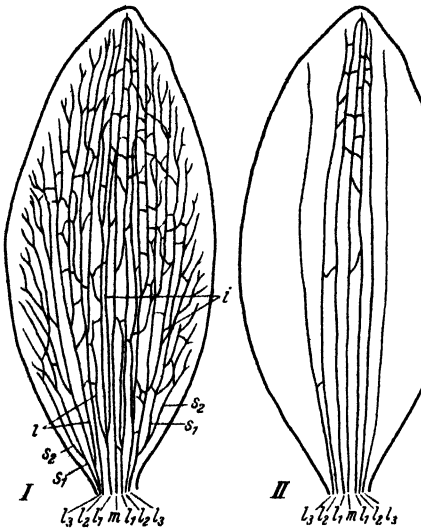


Abb. 39. *Fourcroya gigantea.* I Perianthblatt. II Dasselbe auf die primären Längsnerven und die diese verbindenden Querkommissuren vereinfacht

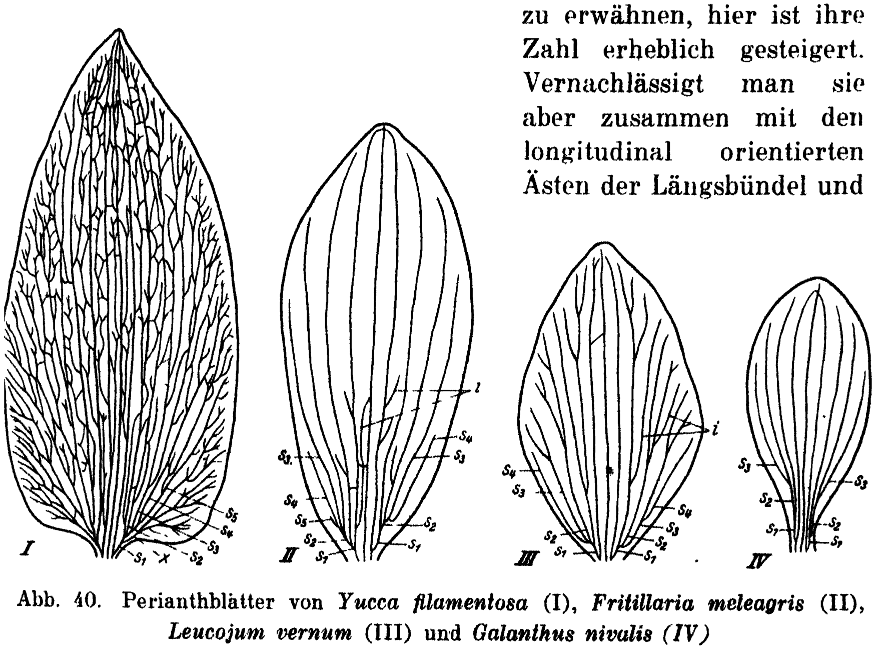


Abb. 40. Perianthblätter von *Yucca filamentosa* (I), *Fritillaria meleagris* (II), *Leucojum vernum* (III) und *Galanthus nivalis (IV)*

berücksichtigt man außerdem nur die primären Längsbündel, so stellt sich erneut das uns von *Clivia* her bekannte typische Bild ein (II).

Sehr häufig ist Dreispurigkeit der Perianthblätter, für die als erstes Beispiel ***Fritillaria meleagris*** vorgeführt sein möge (Abb. 40 II). In einfacherer Form begegnet uns dieselbe Anordnung in den Perianthblättern von ***Leucojum vernum*** (Abb. 40 III) und den äußeren Organen des Perianths von ***Galanthus nivalis*** (Abb. 40 IV). Daß sie auch der Nervatur der Perianthblätter von

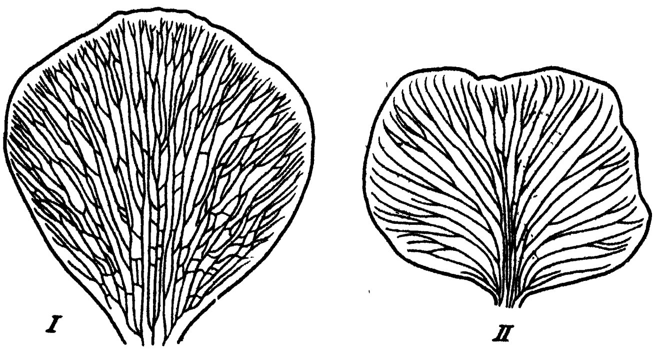


Abb 41. ***Butomus umbellatus*** (I) und ***Sagittaria Engelmanniana***, innere Perianthblätter

Yuca filamentosa zugrunde liegt, wird klar, wenn man sich in Abb. 40 I die aus der Verzweigung der primären und sekundären Längsnerven resultierenden Zwischen- und Randbündel entfernt denkt. Durch das massenhafte Auftreten solcher Verzweigungen, namentlich von Randbündeln, noch stärker verwischt ist das typische Bild an den inneren Perianthblättern von ***Butomus umbellatus*** (Abb. 41 I) und ***Sagittaria Engelmanniana*** (Abb. 41 II), die zu den einspurigen blumenblattartigen Organen des inneren Perianthkreises von ***Commelina bengalensis*** (Abb. 42) überleiten. Solche Nervaturen kommen zustande, wenn das marginale Breitenwachstum stark im Vordergrund steht und außerdem in dasselbe auch die Spitzenregion einbezogen ist. Die Nervenanordnung spiegelt hier, namentlich bei ***Commelina bengalensis***, die Gleichmäßigkeit wieder, mit der die marginale Zellproduktion fast im ganzen Umfang des Blattes vor sich geht. Auch die Gesamtform dieser Organe ist ja ein Ausdruck für diese Art ihrer Entwicklung, die sie dikotylen Blumenblattgestalten weitgehend annähert.

E i n n e r v i g e P e r i a n t h b l ä t t e r, S t a u b b l ä t t e r. Beispiele für Einnervigkeit der Perianthblätter liefern namentlich ver-

schiedene Scilloideen und die Juncaceen, so u. a. *Scilla bifolia, Puschkinia scilloides, Chianodoxa sardinica* und *Luzula silvatica* Es wird hier gemäß Schema Abb. 33 V, für das wir als Beispiel die Laubblätter von *Helodea* anführten, nur der Mittelnerv angelegt.

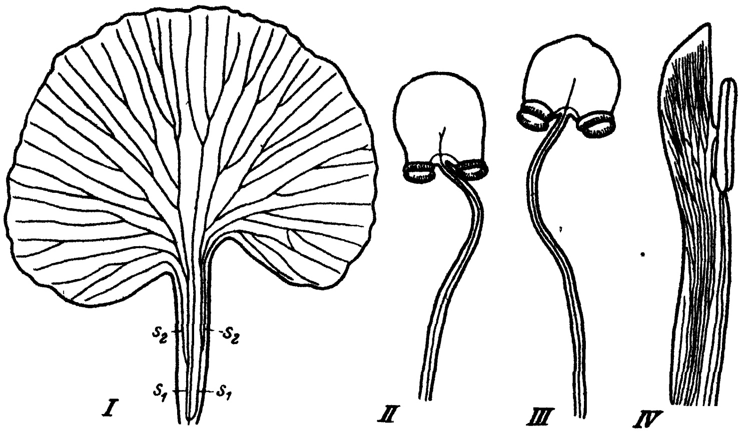


Abb. 42. I *Commelina bengalensis*, petaloides Perianthblatt des inneren Kreises II, III *Campbellia Zanonia*, Staubblatter IV *Canna indica*, fertiles Staubblatt

Der Grund dafür ist, wie die Untersuchung ergab, ein ähnlicher wie bei *Helodea*. Bei dieser wird nach Herrig (24) die Blattfläche größtenteils vom Dermatogen gebildet. Mesophyll ist nur im medianen Teil in hinreichender Stärke vorhanden, um die Anlegung eines Nerven zu ermöglichen. Ganz ebenso verhält es sich mit den einnervigen Perianthblättern. Abb. 43 führt einen Querschnitt vor

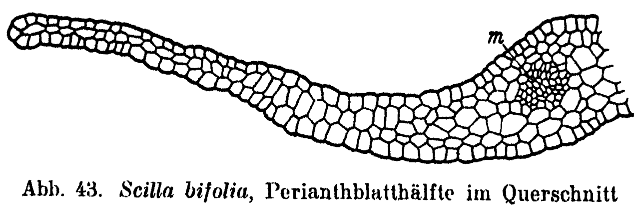


Abb. 43. *Scilla bifolia*, Perianthblatthälfte im Querschnitt

Augen, aus dem man ersieht, daß das Mesophyll größtenteils einschichtig ist und durch einschneidige Teilungen subepidermaler Randinitialen entsteht. Nur im medianen Bereich ist es so kräftig, daß ein Prokambiumstrang sich bilden kann. Es läßt sich also die Einnervigkeit dieser Perianthblätter aus den oben für *Camassia* und *Albuca* erwähnten Verhältnissen unter der sogar an Laubblättern verwirklichten Annahme ableiten, daß die zwei- bis dreischichtigen Randflügel auf die Breite der beiden Blatthälften aus-

gedehnt sind. Wir erhalten so einen weiteren Beleg für die Unhaltbarkeit der von MÜLLER (30) und VON GUMPPENBERG (23) geäußerten Ansicht, daß Zahl und Länge der Nerven von der Dicke der Perianthblätter unabhängig seien.

Bei den Staubblättern hängt die Einnervigkeit größtenteils mit dem geringen Breitenwachstum des Organs zusammen. Es gibt aber auch flächig entwickelte Formen, die trotzdem einnervig sind. So bei *Ornithogalum*-Arten, z. B. *O. nutans* und *O. caudatum*, derentwegen man die Darstellung bei TROLL (51, S. 204) vergleiche. Der Verlauf des Randwachstums, das hier die Verbreiterung der „Filamente" herbeiführt, konnte leider nicht untersucht werden. Wenn für das Fehlen der Nerven nicht andere Gründe vorliegen, ist somit anzunehmen, daß, wenn in den Flügeln überhaupt ein Mesophyll zur Ausbildung gelangt, dieses einschichtig ist wie in den Perianthblattflügeln von *Scilla*. Und dasselbe wird für die Konnektivverbreiterung der eigentümlichen Staubblätter von *Campbellia Zanonia* gelten, in denen neben dem unvollständigen Mittelnerven nur zwei basale, die Theken versorgende Seitennerven vorhanden sind (Abb. 42 II, III). Wo jedoch das flächig verbreiterte Filament über ein mehrschichtiges, bis nahe zum Rande reichendes Mesophyll verfügt, können in ihm auch reichlich Nerven und Nervenverzweigungen auftreten, wofür die asymmetrischen Staubblätter von *Canna* ein Beispiel abgeben (Abb. 42 IV).

3. Nervatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter bei Dikotyledonen

Soweit meine Erfahrungen reichen, sind die Blütenorgane der Dikotylen, von den Karpellen abgesehen, stets einspurig. Sie sind darin den einspurigen Perianthblättern der Monokotylen vergleichbar, mit denen sie im Grundgerüst auch ihrer Gesamtnervenanordnung übereinstimmen. Es gelten also auch für sie die Grundschemata Abb. 33 III und IV, die übrigens auch bei einspurigen Laubblättern der Dikotylen verwirklicht sind, so etwa bei Cruciferen, wozu man Abb. 1011 IV bei TROLL (53, S. 1247), eine Laubblattbasis von *Barbaraea vulgaris*, die hier in Abb. 45 I wiedergegeben ist, vergleiche. Aber auch darüber hinaus lassen sich hier Beziehungen zur Nervatur der Laubblätter nachweisen. Und zwar stehen den Laubblättern am nächsten die Kelchblätter, die ja nichts anderes als Hochblätter, also vereinfachte Laubblätter sind. Mit der Kelchblattnervatur nah verwandt ist wiederum die Nervatur der Blumenblätter, die in einzelnen Fällen sogar mit Nervatur-

formen von Laubblättern identisch sein kann. Auch die Staubblätter nehmen keine Sonderstellung ein, wie sich ergibt, wenn man neben den filamentos entwickelten auch verbreiterte Formen heranzieht.

Kelchblätter. Wir gehen aus von gewissen *Sedum*-Arten, für die *S. mexicanum* als Beispiel dienen mag. Der Einfachheit der Laubblätter dieser Pflanzen entspricht die geringe Komplikation ihrer Nervatur. Man vergleiche dazu Abb. 44 I, die sich eng dem Schema Abb. 35 II anschließt. Die Kelchblattnervatur unserer *Sedum*-Art ergibt sich, unter der Voraussetzung, daß an den Laubblättern infolge von Einschränkung der Längenentwicklung nur die beiden basalen Seitennerven s_1 zur Ausbildung gelangen (Abb. 44 II). Zuweilen wird nur in einer Blatthälfte der Seitennerv s_1 ausgebildet, was wir wohl auf asymmetrische Gestaltung, wie sie bei Kelchblättern häufig ist, zurückführen dürfen (Abb. 44 III).

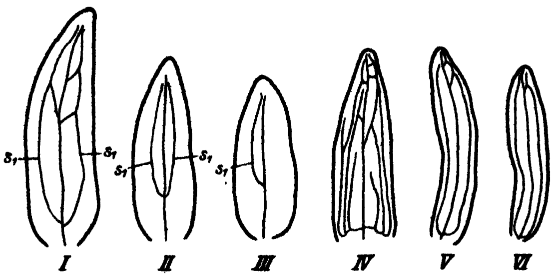


Abb. 44 I—III *Sedum mexicanum*, Laubblatt (I) und Kelchblätter (II, III). IV—VI *Lopezia coronata*, Kelchblätter

Recht vollkommen innerviert sind die Kelchblätter, die in den dorsiventralen Blüten von *Lopezia coronata* in Einzahl auf der Vorderseite vorhanden sind (Abb. 44 IV). Ihre Nervenversorgung folgt dem Muster des Schemas Abb. 35 VII, das sich aus VI, dem Nervaturtyp der Laubblätter von *Raoulia*-Arten ergibt für den Fall, daß der basale, einnervige Blattabschnitt kurz bleibt. Gelangen nur die Nerven s_1 zur Ausbildung und wird auch die übrige Nervatur reduziert, so erhalten wir die Formen des hinteren und der seitlichen Kelchblätter von *Lopezia* (Abb. 44 V, VI), an denen aber gleichwohl noch der fiederige Grundcharakter der Nervatur zu erkennen ist.

Als Kelchblätter haben auch die großen und meist auffallend gefärbten Perianthblätter der Helleboreen zu gelten, u. a. die von *Helleborus niger* (Abb. 45 II). Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß wir hier der gleichen Nervaturgrundform wie etwa bei *Lopezia coronata* in Abb. 44 III begegnen. Infolge des gesteigerten Wachstums der Blattfläche verlängern sich hier nur die einzelnen Hauptnerven unter wiederholter Verzweigung stark.

Blumenblätter. Hier sei das Verhalten von *Malva silvestris* (Abb. 46 I) zugrunde gelegt. Neben dem Mittelnerven sind hier am Grunde der Blumenblätter jederseits drei Sekundärnerven

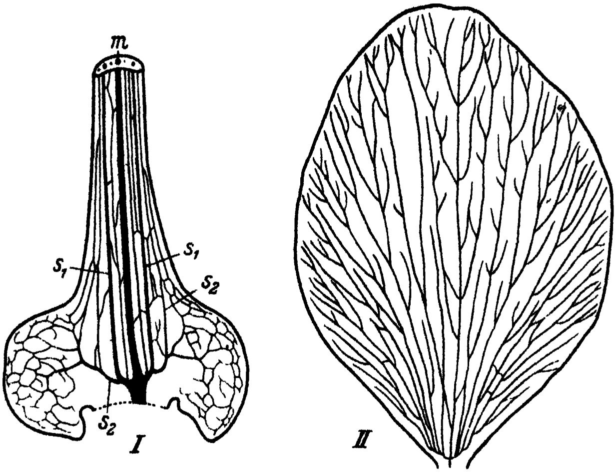


Abb. 45. I *Barbaraea vulgaris*, Basis eines Stengelblattes II *Helleborus niger*, Perianthblatt. I nach TROLL

vorhanden. Sämtliche Längsnerven verzweigen sich im verbreiterten Teil des Blattes reichlich, wobei auch zahlreiche Anastomosen zustandekommen. Stellt man sich die Nervatur auf den Mittelnerven

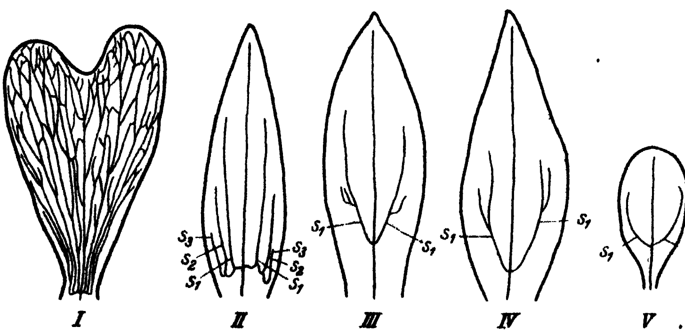


Abb. 46. Blumenblätter von *Malva silvestris* (I), *Sedum acre* (II), *Sedum mite* (III), *Sedum Palmieri* (IV) und *Saxifraga hederacea* (V). IV nach VON GUMPPENBERG, V nach GLÜCK

und die sekundären Längsnerven eingeschränkt vor, so gelangt man zu den Blumenblättern von *Sedum acre* (Abb. 46 II), in denen uns wiederum das in Abb. 35 VII festgehaltene Nervaturschema entgegentritt. Bei anderen *Sedum*-Arten, so bei *S. Palmieri* und

S. mite (Abb. 46 III, IV) greift die Reduktion auf das Grundgerüst über. Fallen die Bündel s_3 und s_2 ganz fort, bleiben also von den sekundären Längsnerven nur noch die Bündel s_1 übrig, so resultiert die Nervaturform der Blumenblätter z. B. von *Saxifraga hederacea*, deren eines nach Glück (17, S. 480) in Abb. 46 V wiedergegeben ist. Seine Form läßt sich auch aus der der Laubblätter (Abb. 35 IV) ableiten, wenn man annimmt, daß die Nerven s_1 den Mittelnerven nicht erreichen, die Nervatur also sich nach dem Muster von Schema Abb. 35 III nicht schließt. Von den Blumenblättern der

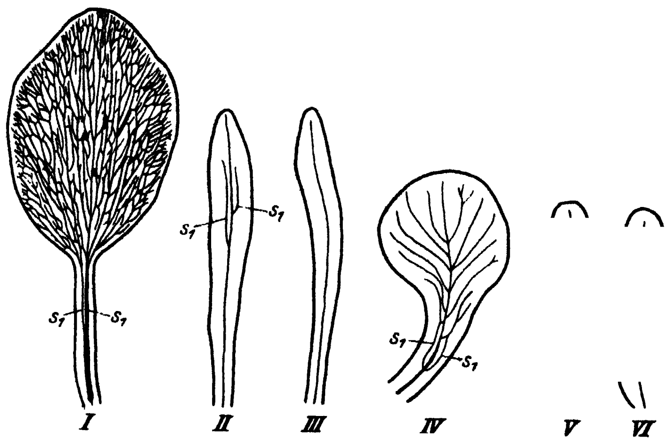


Abb. 47. Blumenblätter von *Cleome gigantea* (I), *Mesembrianthemum conspicuum* (II, III) und *Lopezia coronata* (IV—VI)

Saxifraga hederacea unterscheiden sich die Petala von *Mesembrianthemum conspicuum* allein durch die starke Längsstreckung, die auch ein Auseinanderrücken der Insertionsstellen der beiden Nerven s_1 zur Folge hat (Abb. 47 II). Daneben gibt es hier zahlreich auch einnervige, d. h. nur vom Medianus innervierte Blumenblätter (Abb. 47 III). Solche sind auch bei den Crassulaceen verbreitet, z. B. bei *Crassula*- und *Sedum*-Arten (*Crassula rosularis*, *Sedum mexicanum*), wo die Einnervigkeit deshalb überrascht, weil die Petala verhältnismäßig breit sind. Wenn ihre Seitenteile trotzdem keine Innervierung erfahren, so rührt das wohl von mangelhafter oder fehlender Mesophyllentwicklung her.

Stärkere Abwandlungen zieht eine Steigerung der Flächenbildung im distalen Teil des Blumenblattes nach sich. Sie kann sich mit beträchtlicher Streckung der Basis des Petalums kombinieren, was zur Form der sogenannten „genagelten" Blumenblätter hinleitet. Solche besitzt z. B. *Cleome gigantea* (Abb. 47 I). Der „Nagel"

weist hier dieselbe Nervenanordnung auf wie das Blumenblatt Abb. 46 V im ganzen. Die drei ihn durchziehenden Nerven breiten sich aber in dem ausgedehnten Endabschnitt durch mannigfache Verzweigung zu einem mit zahlreichen Anastomosen versehenen Maschenwerk aus. Ähnlich verhalten sich die größeren Petala der *Lopezia*-Blüte, mit dem Unterschied, daß in ihnen die die Kronblattverbreiterung versorgenden Nerven allein vom Medianus ausgehen und so gut wie einfach bleiben (Abb. 47 IV). Die kleineren Blumenblätter bilden überhaupt nur den Medianus aus, dessen Seitenäste im Zusammenhang mit der Geringfügigkeit der Breitenentwicklung des Organs spärlich und kurz bleiben (Abb. 47, V, VI).

Bei den Blumenblättern kommt es nicht selten zu Auszweigungen des Randes, die sich in Form schmaler, zuweilen selbst wieder verzweigter Zipfel darbieten. Entweder es bildet sich bloß ein tiefer medianer Einschnitt, durch den die Blattfläche in zwei Lappen zerteilt wird (*Silene*-Arten, Abb. 48 I), oder aber der Rand wächst an zahlreichen Stellen in Zipfel aus, wie es die *Trichosanthes*-Arten (am schönsten *T. japonica*) und *Dianthus superbus* (Abb. 48 II) zeigen. Natürlich handelt es sich bei der ganzen Erscheinung um eine lokale Hemmung des Randwachstums. Und zwar bleiben im Wachstum jene Stellen des Randes zurück, die jeweils zwischen zwei Nervenendigungen liegen. Eine Ausnahme macht davon nur die mediane Einkerbung, die stets vor dem Ende des Mittelnerven liegt. Zunächst könnte man glauben, daß die Zipfelbildung allein auf dermatogenen Wachstumprozessen beruht. Das ist aber nicht der Fall, wie daraus hervorgeht, daß in die Zipfel jeweils ein oder mehrere Nerven eintreten, die bis nahe an das Zipfelende zu verfolgen sind. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse vor uns wie bei manchen Laubblättern, deren Spreite in Zipfel aufgelöst ist. Als Beispiel sei das von Troll (35, S. 1092) behandelte Wasserblatt von *Cabomba caroliniana* genannt. Auch die

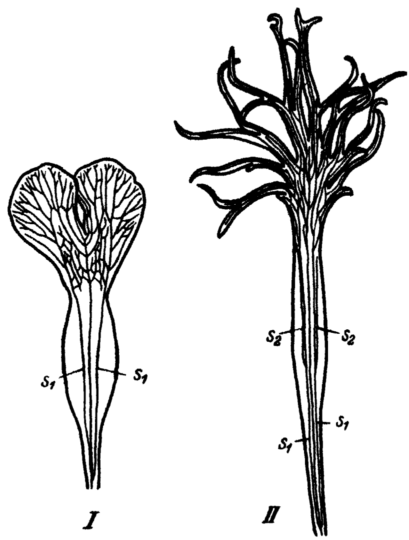


Abb 48. Blumenblätter von *Silene longiflora* (I) u. *Dianthus superbus* (II)

Nervatur des „Nagels“ verdient Beachtung. Bei *Silene longiflora* (Abb. 48 I) verlaufen in ihm drei Stränge. Bei *Dianthus superbus* (Abb. 48 II) hingegen sind es ihrer fünf, nämlich der Medianus und zwei Paare sekundärer Längsnerven. Die Nervatur des Nagels entspricht hier also den Verhältnissen in Abb. 46 III, nur daß infolge der starken Längsstreckung das ganze System weit auseinandergezogen ist.

Staubblätter. Diese sind, was bei ihrer geringen Breitenentwicklung nicht verwunderlich ist, in der Regel einnervig. Wo jedoch das Filament sich flächenhaft ausdehnt, pflegt auch die Nervatur einen komplizierten Charakter anzunehmen. Schön zeigen das die *Nymphaea*-Arten. Von *N. colorata* ist in Abb. 49 I ein Perianthblatt gezeichnet, dessen Nervatur weitgehend mit jener übereinstimmt, die wir in den Perianthblättern von *Helleborus niger* (Abb. 45) angetroffen haben. An den Staubblättern (Abb. 49 II) bewirkt die Ausbildung der Pollensäcke eine fast vollständige Reduktion der Flächenentwicklung. Nur im sterilen Basalteil tritt Verbreiterung ein. Und hier ist die Nervatur mit der der Perianthblattbasis so gut wie identisch.

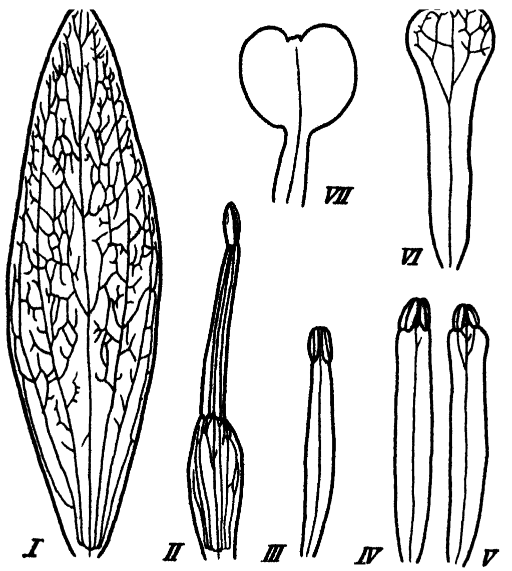


Abb. 49. I, II *Nymphaea colorata*, Perianthblatt (I) und Staubblatt (II). III—VI *Clematis alpina*, *Staubblätter* (III—V) und *Staminodium* (VI). VII *Lopezia coronata*, Staminodium

Von Interesse ist hier aus *Clematis alpina*, bei der neben fertilen Staubblättern mit verbreiterten Filamenten Staminodien auftreten. Unter den Staubblättern gibt es zunächst einnervige Formen (Abb. 49 III). Auswärts von diesen finden sich Übergangsbildungen zu den Staminodien. Sie lassen unter der Anthere einige Seitennerven erkennen (Abb. 49 IV, V). An den Staminodien breitet sich der Endabschnitt flächenhaft aus, was auch ein stärkeres Hervortreten der Nervatur zur Folge hat (Abb. 49 VI). Nur

wo in dieser Verbreiterung das Mesophyll einschichtig bleibt oder ganz unterdrückt wird, ist eine Nervenverzweigung unmöglich. Ein Beispiel dieser Art liefert das Staminodium in der Blüte von *Lopezia coronata* (Abb. 49 VII).

Schlußbetrachtung

Die in dieser Abhandlung zur Darstellung gelangten Untersuchungsergebnisse haben den Nachweis erbracht, daß die Blütenorgane, von denen in diesem Zusammenhang nur die Kelch-, Blumen- und Staubblätter in Betracht kamen, mit vegetativen Blattorganen, insbesondere den Laubblättern, nicht nur in der Art und Weise des Wachstums sondern auch in der Innervierung weitgehende Übereinstimmungen zeigen. Und doch ließe sich auf Grund namentlich allein der Identität in der Anlegung sowie der Längen-, Breiten- und Dickenentwicklung noch nicht behaupten, daß es sich um den Laubblättern homologe Organe handelt. Denn in histogenetischer Hinsicht gleichen auch emergenzartige Bildungen den Blättern teilweise so stark, daß bei isolierter Betrachtung solcher Strukturen oftmals die Versuchung naheläge, sie ebenfalls für Blattorgane zu erklären.

Die histogenetischen Befunde als solche vermögen also ebensowenig wie Anhaltspunkte, welche die isolierte Auswertung der Nervatur liefert, Entscheidendes über die Blattnatur der Blütenorgane auszusagen. Zu wirklichen Argumenten werden sie erst im Rahmen jener auf Goethe zurückgehenden und später besonders von Goebel (18, 19) ausgebauten Theorie, welche besagt, daß die Blüte ein Sproß ist, d. h. mit einem terminalen Vegetationspunkt wächst und an diesem Blattorgane in terminaler Folge und gesetzmäßiger Anordnung hervorbringt. Von vegetativen Sprossen unterscheiden sich die Blüten lediglich durch die begrenzte Entwicklungsfähigkeit des Vegetationspunktes und die Art der von ihm produzierten Blattorgane, die nicht als Laubblätter sondern als Sporophylle in Erscheinung treten und dementsprechend erheblich abgeändert sind.

Hier setzt die histogenetische Untersuchungsmethode ein, die zeigt, daß die Blattorgane der Blüte trotz ihrer abweichenden Gestalt wie vegetative Blätter am Vegetationspunkt angelegt werden, um sich im Anschluß daran auf Grund eines Längen-, Breiten- und Dickenwachstums zu entwickeln. An der Ausbildung der einzelnen

Blattorgane sind diese Wachstumsprozesse in recht ungleichem Umfang beteiligt, was übrigens auch für Laubblätter gilt. So z. B. ist an Staubblättern das Breitenwachstum weithin bis zur gänzlichen Unterdrückung reduziert, was Grégoire (20) verleitet hat, ihnen radiären Bau zuzuschreiben. Vergleichendes Vorgehen freilich hätte ihn leicht davon überzeugen können, daß es von diesem Extrem bis zu blattartiger Abflachung alle Übergänge gibt, die sich teilweise sogar in ein und derselben Blüte beisammen finden. Wir erinnern an die untersuchten *Nymphaea*-Blüten, an deren äußeren Staubblättern wir ein langanhaltendes Randwachstum angetroffen haben, während die inneren die Randinitialen nur noch anlegen und die innersten sie überhaupt nicht mehr ausdifferenzieren.

Auch die Nervatur liefert, vergleichend ausgewertet, eine Fülle von Anhaltspunkten dafür, daß die Blattorgane der Blüte von denen der vegetativen Region sich nur modifikativ, nicht grundsätzlich unterscheiden. Hier haben noch weitere Untersuchungen einzusetzen, insbesondere an Hochblättern, die eine reiche Ernte an Übergangsformen zwischen Laubblättern und Blütenorganen, namentlich Kelchblättern, versprechen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. In der vorliegenden Arbeit werden die Blütenorgane mit Ausschluß der Karpelle auf ihre Blattnatur hin geprüft. Es geschieht dies zunächst auf entwicklungsgeschichtlichem Wege, nämlich durch Untersuchung ihrer Histogenese, und im Anschluß daran durch vergleichende Nervaturstudien.

2. Die Anlegung der Perianth- bzw. der Kelch-, Blumen- und Staubblätter am Vegetationspunkt stimmt im Grunde mit der Entstehung der Laubblattprimordien überein. Sie beginnt wie bei diesen mit Periklinalteilungen in der subepidermalen Zellschicht (zweiten Tunikaschicht). Die dritte Tunikaschicht nimmt am Aufbau der Primordien keinen wesentlichen Anteil.

3. Das anfängliche Spitzenwachstum der Anlagen wird von einer Spitzenzelle bewerkstelligt, die entweder nach dem Periklinal-Antiklinal-Typus oder nach der Art zweischneidiger Scheitelzellen segmentiert.

4. Auch in der Breiten-, Dicken- und Flächenentwicklung stimmen die Perianth- bzw. Kelch-, Blumen- und Staubblätter grundsätzlich mit den Laubblättern überein.

5. Perianth-, Kelch- und Blumenblätter verdanken ihre bedeutende Breite einem langanhaltenden Randwachstum, das zuerst von subepidermalen Marginalzellen besorgt wird, von denen die histogenetische Tätigkeit früher oder später auf dermatogene Initialen übergeht. Ein dem dermatogenen Randwachstum vorhergehendes Zwischenstadium von wechselnder Dauer ist durch die einschneidige Segmentierung der subepidermalen Randzellen ausgezeichnet, die in diesem Fall ein einschichtiges Mesophyll liefern.

6. Staubblätter mit blattartig abgeflachten Filamenten verhalten sich wie Perianth- bzw. Blumenblätter. Wo das Filament sich dagegen als fadenartiges Organ darstellt, pflegt das Randwachstum unterdrückt zu sein. Im Extrem kommen die Randzellen nicht einmal zur Anlegung. Doch sind alle Übergänge von blattartigem Wachstum bis zur völligen Reduktion der Flächenentwicklung nachweisbar.

7. An epipeltaten Staubblättern stehen die beiden Randzellreihen an der Antherenbasis miteinander in Verbindung, was an das Verhalten peltater Laubblätter erinnert.

8. Die Dickenentwicklung tritt am deutlichsten an Staubblättern hervor. Sie kann allseitig erfolgen oder auf die adaxiale Seite (Ober- oder Ventralseite) beschränkt sein. Im letzteren Falle findet sie mit Hilfe eines Ventralmeristems statt.

9. Flächenwachstum kommt nur bei Perianth- bzw. Kelch- und Blumenblättern in Betracht. Nennenswerte Beträge erreicht es anscheinend nirgends. Die Verbreiterung der zwischen den Nerven gelegenen Flächenbezirke von Blumenblättern dürfte in der Hauptsache auf Zellstreckung, nicht auf Zellteilungen beruhen.

10. Nerven werden in den Blütenorganen nur in dem Umfang angelegt, als Mesophyll zur Ausbildung gelangt, das selbst wieder nur dort Prokambium bilden kann, wo es mindestens zweischichtig ist.

11. Ein vorherrschender Charakter der Nervatur der Blütenorgane ist ihre Offenheit. Die Nerven enden also an den Rändern größtenteils frei.

12. Bei den Monokotylen weist die Nervatur der Perianth- und Staubblätter eine große Einheitlichkeit auf. Außerdem ist die Ähnlichkeit mit der Nervenanordnung in den Laubblättern unverkennbar. Wo nur der Mittelnerv zur Ausbildung gelangt, beruht das darauf, daß in den Seitenteilen des Blattes das Mesophyll einschichtig bleibt.

13. Auch bei den Dikotylen trägt die Nervatur der Blütenorgane in den Grundzügen ein sehr einheitliches Gepräge, in dem Anordnungsprinzipien wiederkehren, die auch bei den Laubblättern angetroffen werden.

14. Die hier mitgeteilten Befunde über die Histogenese und Nervatur der Blütenorgane müssen, wenn sie zur Stützung der Foliartheorie herangezogen werden sollen, im Rahmen der allgemeineren Auffassung von der Sproßnatur der Blüte beurteilt werden.

Literaturverzeichnis

1. C. A. AGARDH, Lehrbuch der Botanik. Teil I. Copenhagen 1831. — 2. G. S. AVERY, Structure and development of the Tobacco leaf. Am J. Bot. **20** (1933) 565. — 3. E. BAUR, Referat über K. L. Noack. Entwicklungsmechan. Studien an panaschierten Pelargonien. Zsch. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **31** (1923) 192. — 4. G. W. BISCHOFF, Lehrbuch der allgemeinen Botanik, 1. Band. Berlin 1834. — 5. H. BOUYGUES, Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones. Actes Soc. Linn. Bordeaux **57** (1902) 41. — 6. A. BRAUN, Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851. — 7. R. BROWN, Nachricht von einer neuen Pflanzengattung, genannt Rafflesia. Vermischte Bot. Schriften, 2. Band, S. 605. Leipzig 1826. — 8. A. BUSSE, Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Staubblätter der Ranunculaceen. Dissertation. Kiel (1914). — 9. P. CLAUSSEN, Referat über K. L. Noack, Entwicklungsmechan Studien an panaschierten Pelargonien. Zsch. f. Bot. **15** (1923) 563. — 10. A. P. DE CANDOLLE, Organographie der Gewächse Übers. v. C. FR. MEISNER. Stuttgart und Tübingen 1828 — 11. Ders., Theoretische Anfangsgründe der Botanik. Übers. v. J. RÖMER. 1. und 2. Teil. Zürich 1814 und 1815. — 12. V. DEINEGA, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora **85** (1898) 439. — 13. A. W. EICHLER, Über den Blütenbau von Canna. Bot. Zeitg **31** (1873) 177. — 14. ST. ENDLICHER, *Ceratotheca*, eine neue Pflanzengattung aus der Ordnung der Sesameen. Linnaea **7** (1832) 21. — 15. A. S. FOSTER, A histogenetic study of foliar determination in *Carya Buckleyi* var. *arkansana*. Amer. J. Bot. **22** (1935) 98. — 16. C. FRAENKEL, Über den Gefäßbündelverlauf in den Blumenblättern der Amaryllidaceen. Beihefte Bot. Zentralbl. **14** (1903) 63. — 17. H. GLÜCK, Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena 1919. — 18. K. GOEBEL, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Handb. d Bot. hersg. von A. SCHENCK, 3. Band, S. 99. Breslau 1884. — 19. Ders.,

Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., 1. —3. Teil. Jena 1928—1933. — 20. V. GRÉGOIRE, Sporophylles et Organes floraux, tige et axe floral. Rec. trav. bot. néerl. **32** (1935) 453. — 21. Ders., La valeur morphologique des carpelles dans les Angiospermes (Notes préliminaire). Acad. Roy. de Belgique, Bull. classe d. sc., 5. sér. **17** (1931) 1286. — 22. Ders., La Morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. La Cellule **47** (1938) 287. — 23. O. v. GUMPPENBERG, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blumenblätter mit besonderer Berücksichtigung der Nervatur. Bot. Arch. **7** (1924) 447. — 24. F. HERRIG, Beiträge zur Kenntnis der Blattentwicklung einiger phanerogamer Pflanzen. Flora **107** (1915) 327 — 25. W. KOELLE, Vergleichende anatomische Untersuchungen der Liliaceen-Blumenblätter. Dissertation. Kiel 1913. — 26. G. KRUMBHOLZ, Untersuchungen über die Scheckung der Oenotherenbastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jenaische Zsch. f. Naturwiss. **62** (1925—26) 187. — 27. F. LANGE, Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger *Solanum*-Chimären und ihrer Elterarten Planta **3** (1927) 181. — 28. S. LUND, Le calice des composées. Bot. Tidsskr. 2. Ser., **2** (1872) 121. — 29. H. v. MOHL, Beobachtungen über die Umwandlung von Antheren in Karpelle. Vermischte Schriften bot. Inhalts. S. 28. Tübingen 1845 — 30. L. MÜLLER, Grundzuge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. **59** (Halle 1893) 3. — 31. K. L. NOACK, Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jahrb. wiss. Bot. **61** (1922) 459. — 32. J. B. PAYER, Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857. — 33. J. PLATZ, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Schild- und Schlauchblätter. Dissertation Halle 1940 (erscheint im Bot. Arch. 1942). — 34. J. POTTIER, Contribution a l'étude du développement de la Racine, de la tige et de la feuille des Phanerogames Angiospermes. Besançon 1934. — 35. W. RAUH, Über polsterförmigen Wuchs. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. **7** (Halle 1939) 267. — 36. O. RENNER, Zur Entwicklungsgeschichte randpanachierter und reingrüner Blätter von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Spiraea*, *Chlorophytum*. Flora **130** (1935/36) 454. — 37. J. ROEPER, Enumeratio Euphorbiarum. Goettingen 1824. — 38. J. SCHACHNER, Beiträge zur Kenntnis der Blüten- und Samenentwicklung der Scitamineen. Flora **117** (1924) 1. — 39. H SCHAEPPI, Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Staubblättern der Monocotyledonen. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol **6** (Halle 1938) 389. — 40. M. J. SCHLEIDEN, Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. Beiträge zur Botanik **1** (1844) 86. — 41. A. SCHMIDT, Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot. Arch. **8** (1924) 145. — 42. C. H. SCHULTZ, Die Fortpflanzung und Ernährung der Pflanzen. Stuttgart 1828 (2. Teil von: „Die Natur der lebendigen Pflanze"). — 43. W. SCHWARZ, Die Entwicklung des Blattes bei *Plectranthus fruticosus* und *Ligustrum vulgare* und die Theorie der Periklinalchimären. Planta **3** (1927) 499. — 44. M. SIMONSOHN, Über den Gefäßbündelverlauf in den Blumenblättern der Liliaceen. Dissertation. Heidelberg 1904. — 45. L. SINGHOF, Über den Gefäßbündelverlauf in den Blumenblättern der Iridaceen. Dissertation. Heidelberg 1903. — 46. K. SPROTTE, Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Arch. **40** (1940) 463. — 47. H. H. THOMAS, The early evolution of the Angiosperms. Ann. of Bot. **45** (1931) 647. — 48. H. M. THOMPSON, Studies in advancing sterility, Part IV, The legume. Publ. Hartley Bot. Lab. Nr. 6 (Liverpool 1929). — 49. W.

TROLL, Goethes Morphologische Schriften. Jena 1926. — 50. Ders., Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta **17** (1932) 153. — 51. Ders., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928. — 52. Ders., Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter. Flora **122** (1927) 57. — 53. Ders., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Band, 1. und 2. Teil, Berlin 1937 und 1939. — 54. Ders., Über die morphologische Natur der Blütenorgane. Der Biologe **8** (1939) 39. — 55. Ders., Die morphologische Natur der Karpelle. Chronica Botanica **5** (1939) 38. — 56. F. v. WETTSTEIN, Referat über K. L. Noack, Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien. Zsch. f. Bot. **15** (1923) 565. — 57. R. v. WETTSTEIN, Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., Wien 1911. — 58. C. F. WOLFF, Theoria generationis. Ed. nova. Halle 1774. — 59. Ders., Theorie von der Genration. Berlin 1764. — 60. W. A. ZIMMERMANN, Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Hypericum uralum*. Jahrb. f. wiss. Bot. **68** (1928) 289.

Scirrhophoma n. gen., eine neue Gattung der Sphaeropsideen

Von Franz Petrak

Unter einer Kollektion iranischer Pilze, die mir Herr Dr. E. Esfandiari zur Bestimmung gesendet hat, befand sich auch eine interessante, auf lebenden Blättern von *Phragmites communis* bei Karadj gesammelte phomoide Sphaeropsidee, die habituell von der blattbewohnenden, von manchen Autoren als var. *depauperata* Desm. unterschiedenen Blattform der *Scirrhia rimosa* (Alb. et Schw.) Fuck. nicht zu unterscheiden war. Auf einzelnen Blättern war auch das weitverbreitete *Hadrotrichum phragmitis* Fuck., eine schon lange und gut bekannte Nebenfruchtform der *Scirrhia* mehr oder weniger reichlich vorhanden, aber in der Entwicklung weit vorgeschritten und meist schon ganz alt.

Die genaue Untersuchung des Pilzes und ein Vergleich mit jungen Entwicklungsstadien der blattbewohnenden Form von *Scirrhia rimosa* läßt die völlige Übereinstimmung auf den ersten Blick erkennen. Dazu kommt noch, daß einzelne Stromata der Sphaeropsidee auch junge Schlauchlokuli enthalten, die solchen der *Scirrhia rimosa* vollkommen gleichen. Daraus folgt, daß der mir vorliegende Pilz eine phomoide Nebenfruchtform der *Scirrhia* ist, die entweder allein oder zugleich mit jungen Schlauchlokuli in demselben Stroma zur Entwicklung gelangt. Er wurde übrigens schon von Fuckel als Nebenfruchtform der *Scirrhia* erkannt, in Fung. rhen. unter Nr. 1819/1 als „Spermogonium" der *Scirrhia depauperata* ausgegeben und in Symb. Mycol. p. 221 (1869) kurz erwähnt. Auf Grund dieser Kollektion Fuckels und der mir vorliegenden Exemplare aus dem Iran teile ich hier zunächst eine ausführliche Beschreibung dieser interessanten Form mit:

Stromata auf den Blättern und Blattscheiden weitläufig, unregelmäßig und locker, seltener ziemlich dicht zerstreut, oft in mehr oder weniger dichten Längsreihen neben- und hintereinanderstehend, ohne echte Fleckenbildung, aber oft von einer schmalen, sehr unscharf begrenzten, gelbgrünlichen oder gelbbräunlichen Verfärbungszone umgeben, später die befallenen Blätter von der Spitze nach unten hin allmählich zum Absterben bringend, in der Längsrichtung des Substrates mehr oder weniger stark gestreckt,

kurz streifenförmig, gegen die Enden hin meist stark verjüngt und mehr oder weniger spitz zulaufend, an den Seiten von den Blattnerven meist ziemlich scharf begrenzt, mehr oder weniger stark konvex vorgewölbt, ½—4 mm lang, ¼—¾ mm breit, selten und meist nur durch Zusammenfließen zuweilen auch noch etwas größer werdend. Das Stromagewebe durchsetzt in der Regel das ganze Mesophyll zwischen den beiden Epidermen. Zuweilen entwickelt es sich aber nur auf einer Blattseite, meist epiphyll und dann oft streng subepidermal auf dem Palisadenparenchym. Die Epidermiszellen bleiben in der Regel frei oder werden nur stellenweise vom Stromagewebe erfüllt. Dieses besteht aus einem oft von kleinen, stark verschrumpften Substratresten durchsetzten Pseudoparenchym von ganz unregelmäßig oder rundlich eckigen, außen und im mittleren Teile des Stromas oft etwas gestreckten und in mehr oder weniger deutlichen, senkrecht parallelen Reihen angeordneten, ziemlich dünnwandigen, außen stets dunkel grau- oder schwarzbraun, innen oft viel heller gefärbten, stellenweise oft fast hyalinen, meist ca. 5—15 μ großen Zellen. Oft ist nur ein einziger Lokulus vorhanden, welcher sich meist im mittleren Teile des Stromas entwickelt, in der Längsrichtung mehr oder weniger gestreckt ist, einen Durchmesser von 150—250 μ hat, ca. 70—130 μ hoch und mit zahlreichen kleineren oder größeren Ausbuchtungen versehen, also unvollständig und unregelmäßig gekammert ist. Bisweilen entwickeln sich mehrere Lokuli in einem Stroma, die ein-, seltener undeutlich zweischichtig angeordnet, wesentlich kleiner, meist nur 50—100 μ groß und kaum oder nur undeutlich gekammert sind. Die anfangs völlig geschlossenen Lokuli besitzen kein typisches Ostiolum, sind aber zuweilen am Scheitel mit einer fast bis zur Epidermis reichenden Ausbuchtung versehen, durch welche das Stroma kleinwarzig oder papillenförmig vorgewölbt erscheint. Sie reißen bei der Reife unregelmäßig oder durch einen kurzen Längsspalt auf, wobei die Konidienmassen als schleimige, gelbliche oder gelbbräunliche Ranken austreten. Die verschieden, meist ca. 5—10 μ, stellenweise aber auch bis ca. 20 μ dicke Wand der Lokuli besteht aus rundlich eckigen, ca. 2,5 —4,5 μ großen, relativ dickwandigen, hyalinen oder subhyalinen Zellen, ist gegen das Grundgewebe des Stromas meist ziemlich scharf begrenzt und innen mit den sehr dicht palisadenförmig nebeneinander stehenden, einfachen oder gabelig kurzästigen, zellig gegliederten, ca. 8—12 μ langen, 1,5—2 μ breiten Konidienträgern besetzt. Konidien schmal zylindrisch oder dick stäbchenförmig, gerade oder schwach gekrümmt, beidendig breit, zuweilen fast gestutzt abgerundet, kaum oder nur schwach, seltener

an einem Ende etwas stärker verjüngt, dann oft etwas keulig, einzellig, hyalin, meist mit zwei kleinen, polständigen, oft sehr undeutlichen Öltröpfchen, 4,5—7,5 μ lang, 1,5—2 μ, sehr selten bis 2,5 μ breit.

Dieser Pilz läßt sich bei keiner der bisher bekannten phomoiden Sphaeropsideengattungen einreihen. In Betracht käme wohl nur die Gattung *Cytoplacosphaeria* Petr., deren Typusart *C. rimosa* (Oud.) Petr. auch auf *Phragmites* wächst. Eine Nachprüfung der in meinen Fungi polon. exs. unter Nr. 324 ausgegebenen Kollektion zeigte mir aber, daß dieser Pilz von der oben beschriebenen Form durch die pyknidenartigen Lokuli, anderen Bau des Stromas, vor allem aber durch die größeren, in völlig reifem Zustande fast immer mit einer zarten Querwand versehenen, zuweilen auch undeutlich drei- bis vierzelligen Konidien generisch verschieden ist. Für die Konidienform der *Scirrhia rimosa* muß deshalb eine neue Gattung aufgestellt werden, die folgendermaßen zu charakterisieren ist:

Scirrhophona n. gen.

Stromata irregulariter dispersa, longitudinaliter plus minusve protacta, breviter striiformia, convexo-prominula, nunc fere subepidermalia, nunc in mesophyllo evoluta, contextu parenchymatico, extus atro-brunneo vel olivaceo, intus saepe pallidiore, interdum fere subhyalino, loculum unum majorem plus minusve sinuosum vel loculos 2—3 minores continentia; conidia anguste cylindracea, recta vel curvula, continua, hyalina; conidiophora breviter bacillaria, simplicia vel breviter furcatim ramosa.

Für die Indentifizierung dieses Pilzes ergab eine Durchsicht der Literatur nur zwei in Betracht kommende Arten, nämlich *Phoma rimosa* West. und *Placosphaeria dothideoides* (Mont.) Sacc. Davon läßt sich *Ph. rimosa* nicht sicher beurteilen, weil diese Art nur sehr kurz und ganz unvollständig beschrieben wurde. Genauere Angaben über die Größe der Fruchtkörper und der Konidien fehlen. Dieser Pilz soll auf trockenen Halmen wachsen und eiförmige, mehr oder weniger zusammengedrückte, in mehreren Reihen angeordnete, einander genäherte, von der schwärzlichen Oberhaut bedeckte mündungslose Gehäuse haben, die einen weißlichen Kern enthalten. Die Konidien werden als fast zylindrisch, schmal, etwas gekrümmt, an beiden Enden mit einem undeutlichen Öltropfen versehen und hyalin beschrieben. Aus diesen Angaben läßt sich nicht mit Sicherheit entnehmen, ob dieser Pilz einfache, in Reihen wachsende Fruchtgehäuse oder ein Stroma mit eingesenkten Konidienlokuli besitzt. Da auch über die Größe der Konidien nichts aus-

gesagt wird, muß *Phoma rimosa* West. als eine durchaus zweifelhafte Form bezeichnet werden, deren Aufklärung einer Nachprüfung des Originalexemplares vorbehalten bleiben muß.

Die Beschreibung der zweiten, oben genannten Art, *Placosphaeria dothideoides* (Mont.) Sacc. stimmt aber so gut mit unserem Pilze überein, daß an ihrer Identität nicht zu zweifeln ist. Montagne weist unter anderem mit Recht auf die große habituelle Ähnlichkeit seines Pilzes mit *Phyllachora graminis* Pers. hin. Die Stromata werden zwar wesentlich kleiner beschrieben und sollen nur ca. ¾ mm lang sein. Dieser Unterschied ist aber wohl darauf zurückzuführen, daß Montagne nur eine kleinere Form des Pilzes gesehen hat. Die Größe der Stromata schwankt ja auch bei der zugehörigen Schlauchform innerhalb sehr weiter Grenzen. Als *Placosphaeria* kann diese Form aber nicht eingereiht werden, weil diese Gattung eine Mischgattung ist, die auf Grund ihrer Typusart auf die Nebenfruchtformen von *Euryachora* beschränkt werden muß. Für unseren Pilz ergibt sich daher folgende Synonymie:

Scirrhophoma dothideoides (Mont.) Petr.

Syn.: *Ascospora dothideoides* Mont. Syll. Crypt. p. 275 (1856).
Placosphaeria dothideoides Sacc. Syll. Fung. III. p. 246 (1884).

Theissen und Sydow haben die zugehörige Schlauchpilzgattung *Scirrhia* in ihrer Bearbeitung der Dothideales (Annal. Mycol. XIII. p. 177) in die Unterfamilie der Scirrhineen gestellt, die bei den Phyllachoraceen an zweiter Stelle steht. Diese wird nur durch ein einziges Merkmal mit den Worten „Stroma zwischen Epidermis und Palisaden beziehungsweise homologer Zellschicht" charakterisiert. Daß diese Art der Unterscheidung auch in bezug auf die Gattung *Scirrhia* ganz unhaltbar ist, beweist die auf Blättern wachsende Form der Typusart, die von den genannten Autoren offenbar gar nicht untersucht wurde. Denn bei dieser Form entwickelt sich das Stroma fast immer zwischen beiden Epidermen, durchdringt also das ganze Mesophyll und selbst dann, wenn es der Hauptsache nach subepidermal angelegt wird, sind fast immer auch größere oder kleinere Stromakomplexe im Mesophyll vorhanden. Die zugehörige Nebenfruchtform verhält sich ebenso.

Diese beiden, nur durch die Anlage des Stromas verschiedenen Formen desselben Pilzes müßten also im Systeme der *Dothideales* von Theissen und Sydow in zwei verschiedene Gattungen und diese selbst wieder in zwei verschiedene Unterfamilien gestellt werden. Daß eine solche Auffassung ganz unhaltbar wäre, braucht nicht näher begründet zu werden.

Zur Frage der Bildung von Isopren-Ketten in der Pflanze

Von H. Mehner, Heidelberg

Unlängst hat Suessenguth (1940) einige spekulative Ansichten über Verbindungen mit Isopren-Ketten und ihre Entstehung in der Pflanze mitgeteilt, gegen die vom chemischen Standpunkt aus Einwendungen und Bedenken geäußert werden müssen.

Abgesehen von einigen Schreib- oder Druckfehlern — z. B. enthält auf Seite 160 die Konstitutionsformel für *Lycopin* in der ersten Zeile eine Methingruppe zu viel und sind auf Seite 162 in der Formel des *Phytols* in der ersten Zeile eine Methylen- und eine Methingruppe gegeneinander vertauscht — kann der Chemiker auch den Schlußfolgerungen Suessenguths nicht allenthalben zustimmen.

1. Von den von Suessenguth erörterten 3 Möglichkeiten für die Bildung von Karotinoiden, Kautschuk usw. in der Pflanze geht die erste von einem Abbau des Eiweißes aus und führt über Aminosäuren zunächst zum 3-Methylbutanol-1, dem *Isobutylcarbinol*,

$$CH_3 \cdot \underset{\displaystyle CH_3}{CH} \cdot CH_2 \cdot CH_2OH,$$

einem Anteil des Gärungsamylalkohols.

Daß sich in der Pflanze aus Isobutylcarbinol erst durch Reduktion Methylbutan und aus diesem dann durch Dehydrierung Methylbutadien bildet, ist ganz unwahrscheinlich, eher wird das 3-Methylbutanol-1 durch Abspaltung von Wasser zunächst zu Methylbutylen werden. Da Suessenguth jedoch auf die zum *Isopren* führenden Wege wenig Wert legt, sei auch in dieser Erwiderung hierauf nicht weiter eingegangen.

2. Bei der zweiten Möglichkeit nimmt Suessenguth einmal als Ausgangsstoff den *Laevulinaldehyd* an, zum anderen greift er auf eine Arbeit von H. Emde zurück. Im ersten Falle nimmt Suessenguth an, daß als Baustein der polymeren Verbindungen — als Beispiel ist der Kautschuk gewählt — nicht das *Isopren* in Betracht komme, sondern daß die im Kautschuk enthaltenen „Isoprenreste erst durch Zusammenfügung zweier Teile von je zwei anderen Molekülen entstehen", und zwar von *Laevulinaldehyd.* Suessenguth führt den Kautschuk-Abbau mittels Ozon und den Zerfall des Kautschuk-Ozonids in Laevulinaldehyd an und zieht daraus den

Schluß: „Es wäre nun nicht ausgeschlossen, daß der *umgeke[hrte]* Vorgang in der Pflanze stattfände". Der Chemiker wird es ablehnen, an die Möglichkeit zu glauben, Laevulinaldehyd zu der umgekehrten Reaktion zu bringen. Der Weg über das Ozonid ist ganz ausgeschlossen. SUESSENGUTH selbst hält ihn für unwahrscheinlich. Auch die Reaktion mehrerer Moleküle von Laevulinaldehyd untereinander würde in ganz anderer Weise verlaufen. Die Aldehydgruppe würde vornehmlich mit der der Aldehydgruppe benachbarten CH_2-Gruppe eines zweiten Moleküls reagieren, nicht aber mit dessen Ketogruppe, wie es die Formulierung SUESSENGUTHS erfordern würde. Selbst wenn man den unwahrscheinlichen Fall annehmen wollte, daß *in der Pflanze* nicht vornehmlich die Aldehydgruppe des Laevulinaldehyds, sondern in erster Linie seine Ketongruppe reagieren würde — und dann natürlich mit einer reaktionsfähigen Methylengruppe eines zweiten Moleküls — so gelangt man zwar zu einer Kohlenstoffkette mit seitenständigen Methylgruppen, die aber der Kautschuk-Formel nicht entspricht. Es würden sich somit bei einer Kondensation von Laevulinaldehydmolekülen untereinander keinesfalls dem Kautschukmolekül entsprechende Ketten ergeben, dessen Konstitution ja hinreichend sichergestellt ist.

3. In der von SUESSENGUTH erwähnten Arbeit von H. EMDE (1931) gibt dieser (auf Seite 890) für die damals angenommene Formel des *a-Crocetins* eine Vorstufe an, der die Acetobuttersäure zugrunde liegt, kommt dann auf das niedere Homologe derselben, die *Laevulinsäure,* zu sprechen und gibt der Vermutung Ausdruck, daß sie, aus Kohlenhydraten hervorgegangen, als Baustein für Naturstoffe vielleicht in Frage kommen könne, ohne Spekulationen über das Wie und die Art der erzeugten Produkte anzustellen; er sagt keineswegs, daß die obengenannte Formulierung für die Vorstufe des *a-Crocetins* von der *Laevulinsäure* ausgehe. Die Angaben EMDES sind von SUESSENGUTH offenbar mißverstanden worden. Die von ihm auf Seite 165 angegebene Formel für das Kondensationsprodukt aus Laevulinsäure enthält nämlich gar nicht das Gerüst der Laevulinsäure, sondern der homologen Acetobuttersäure mit 6, nicht 5 C-Atomen. SUESSENGUTH ist zu dieser Formulierung vermutlich deshalb gekommen, weil nachher CO_2 abgespalten werden soll, so daß zunächst ein C_6-Gerüst gebraucht wird, denn andernfalls wäre schließlich der für den Aufbau des Mittelteils einer Karotinoid-Kette erforderliche C_5-Baustein nicht mehr vorhanden gewesen. Der Irrtum ist also nicht EMDE, sondern SUESSENGUTH unterlaufen. Damit fällt die Annahme, daß Laevulinsäure in der von SUESSE[N]-

... angegebenen Weise als unmittelbarer Baustein für die Karotinoidkette in Frage kommen könne, in sich zusammen.

4. Bei der dritten von SUESSENGUTH erörterten Möglichkeit bezieht er sich auf H. EULER, der vor vielen Jahren (1909) geschrieben hat: „Die von Kohlehydraten, besonders Traubenzucker, zu olefinischen Campherarten führende Reaktionsserie ist noch gänzlich unbekannt.“ Er hat anschließend „dennoch eine *Hypothese* über den Verlauf des genannten Übergangs“ entwickelt, die von der Annahme ausgeht, daß durch Zuckerabbau Acetaldehyd und Aceton gebildet und zu *β-Methylcrotonaldehyd* zusammentreten würden. 2 Mol. *β-Methylcrotonaldehyd* würden sich dann zu 1 Mol. *Geraniol* vereinigen. Diese nach dem damaligen Stande der Wissenschaft aufgestellte Hypothese wird heute kaum mehr aufrecht erhalten werden, wie auch die der damaligen Erkenntnis entsprechende Angabe EULERS: „*Isopren* ist ein künstliches Abbauprodukt und hat mit der Terpensynthese nichts zu tun“ überholt ist, nachdem WAGNER-JAUREGG (1931) gezeigt hat, daß sich *Isopren* zu *Dipenten* und *Dipren* dimerisieren läßt.

Wenn aus jener so weit zurückliegenden Vermutung EULERS SUESSENGUTH nun heute den Schluß zieht, daß es auch möglich sein könnte, daß die Vereinigung „von vielen Mol. *Methylcrotonaldehyd*, unter gleichzeitigem Austritt von Sauerstoff, zu Verbindungen nach Art des *Kautschuks* und *Squalens* führt“, so kann dieser Annahme keinesfalls beigepflichtet werden. Wie sollte die Kondensation so erfolgen, daß sich eine dem Kautschuk-Molekül entsprechende Kette ergäbe? Die Reaktion mehrerer oder vieler Moleküle Methylcrotonaldehyd untereinander würde in der gleichen Weise beginnen wie die Dimerisation des Crotonaldehyds, die von MARCEL DELÉPINE (1910) beschrieben worden ist, und niemals zu einer „Kautschuk-Kette“ führen.

5. Trotz der Wahrscheinlichkeit, daß sich der *Kautschuk* in den Pflanzen aus *Isopren* bildet, wird niemand behaupten, daß der Beweis für diese Theorie vollständig erbracht sei, solange es nicht gelungen ist, *Isopren* in Pflanzen nachzuweisen. Es hilft aber nicht weiter, wenn man an seiner Stelle nun andere Stoffe als Bausteine des Kautschuks usw. annimmt, die zwar auch entsprechende Kohlenstoffketten besitzen, aber ebenfalls nicht in Pflanzen gefunden worden sind und selbst nicht in vitro zu Kautschuk oder ähnlichen Kondensationsprodukten vereinigt werden können.

Es ist zwar zuzugeben, daß die gedankliche Analyse gelegent- ... der experimentellen vorausgehen mag, aber SUESSENGUTHS Ver-

mutungen erscheinen doch als reine Spekulationen, die sich nicht auf nachprüfbare Tatsachen stützen. „Vorwärts führen kann uns aber nur der Versuch, nicht die Spekulation" (Kühn, 1939).

Literaturverzeichnis

Karl Suessenguth, Botan. Arch. **41** (1940) 159—167. — H. Emde, Mitteilungen zur Biosynthese. Helv. Chim. Acta **14** (1931) 881. — H. Euler, Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie, 3. Teil, Braunschweig 1909, S. 219 und 220. — Th. Wagner-Jauregg, Die Dimerisation des Isoprens. Liebigs Analen **488** (1931) 176 ff. — Marcel Delépine, Chem. Centralbl. **1910**, 1, 1495. — Alfred Kühn, Grundriß der Vererbungslehre, Leipzig 1939, S. 156.